

Les restes de *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766
(Carnivora, Mustelidae) du gisement
Pléistocène inférieur de Montoussé 5
(Hautes-Pyrénées, France)

Camille THABARD & Jean-Baptiste FOURVEL



DIRECTEURS DE LA PUBLICATION / PUBLICATION DIRECTORS :

Bruno David, Président du Muséum national d'Histoire naturelle
Étienne Ghys, Secrétaire perpétuel de l'Académie des sciences

RÉDACTEURS EN CHEF / EDITORS-IN-CHIEF : Michel Laurin (CNRS), Philippe Taquet (Académie des sciences)

ASSISTANTE DE RÉDACTION / ASSISTANT EDITOR : Adenise Lopes (Académie des sciences ; cr-palevol@academie-sciences.fr)

MISE EN PAGE / PAGE LAYOUT : Audrina Neveu (Muséum national d'Histoire naturelle ; audrina.neveu@mnhn.fr)

RÉVISIONS LINGUISTIQUES DES TEXTES ANGLAIS / ENGLISH LANGUAGE REVISIONS : Kevin Padian (University of California at Berkeley)

RÉDACTEURS ASSOCIÉS / ASSOCIATE EDITORS (*, *took charge of the editorial process of the article/a pris en charge le suivi éditorial de l'article*) :

Micropaléontologie/*Micropalaeontology*

Maria Rose Petrizzo (Università di Milano, Milano)

Paléobotanique/*Palaeobotany*

Cyrille Prestianni (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels)

Métazoaires/*Metazoa*

Annalisa Ferretti (Università di Modena e Reggio Emilia, Modena)

Paléoichthyologie/*Palaeoichthyology*

Philippe Janvier (Muséum national d'Histoire naturelle, Académie des sciences, Paris)

Amniotes du Mésozoïque/*Mesozoic amniotes*

Hans-Dieter Sues (Smithsonian National Museum of Natural History, Washington)

Tortues/*Turtles*

Juliana Sterli (CONICET, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew)

Lépidosaumorphes/*Lepidosauromorphs*

Hussam Zaher (Universidade de São Paulo)

Oiseaux/*Birds*

Eric Buffetaut (CNRS, École Normale Supérieure, Paris)

Paléomammalogie (mammifères de moyenne et grande taille)/*Palaeomammalogy (large and mid-sized mammals)*

Lorenzo Rook* (Università degli Studi di Firenze, Firenze)

Paléomammalogie (petits mammifères sauf Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (small mammals except for Euarchontoglires)*

Robert Asher (Cambridge University, Cambridge)

Paléomammalogie (Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (Euarchontoglires)*

K. Christopher Beard (University of Kansas, Lawrence)

Paléoanthropologie/*Palaeoanthropology*

Roberto Macchiarelli (Université de Poitiers, Poitiers)

Archéologie préhistorique/*Prehistoric archaeology*

Marcel Otte (Université de Liège, Liège)

RÉFÉRÉS / REVIEWERS : <https://sciencepress.mnhn.fr/periodiques/comptes-rendus-palevol/referes-du-journal>

COUVERTURE / COVER :

Made from the Figures of the article.

Comptes Rendus Palevol est indexé dans / *Comptes Rendus Palevol is indexed by:*

- Cambridge Scientific Abstracts
- Current Contents® Physical
- Chemical, and Earth Sciences®
- ISI Alerting Services®
- Geoabstracts, Geobase, Georef, Inspec, Pascal
- Science Citation Index®, Science Citation Index Expanded®
- Scopus®.

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Comptes Rendus Palevol* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Comptes Rendus Palevol are registered on:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Comptes Rendus Palevol est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris et l'Académie des sciences, Paris
Comptes Rendus Palevol is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris and the Académie des sciences, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish:*

Adansonia, Geodiversitas, Zoosystema, Anthropolozologica, European Journal of Taxonomy, Naturae, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie*.

L'Académie des sciences publie aussi / *The Académie des sciences also publishes:*

Comptes Rendus Mathématique, Comptes Rendus Physique, Comptes Rendus Mécanique, Comptes Rendus Chimie, Comptes Rendus Géoscience, Comptes Rendus Biologies.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

Académie des sciences, Institut de France, 23 quai de Conti, 75006 Paris.

© This article is licensed under the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

ISSN (imprimé / print) : 1631-0683/ ISSN (électronique / electronic) : 1777-571X

Les restes de *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 (Carnivora, Mustelidae) du gisement Pléistocène inférieur de Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées, France)

Camille THABARD

Université Toulouse II Jean-Jaurès, 5 Allée Antonio Machado, F-31058 Toulouse (France)
camille.thabard@gmail.com (corresponding author)

Jean-Baptiste FOURVEL

Laboratoire méditerranéen de Préhistoire Europe Afrique (LAMPEA),
Maison méditerranéenne des sciences de l'homme (MMSH), 5 rue du Château de l'Horloge,
BP 647, F-13094 Aix-en-Provence (France)
jbfourvel@yahoo.com

Soumis le 19 février 2021 | Accepté le 1 juin 2021 | Publié le 26 août 2022

[urn:lsid:zoobank.org:pub:9E11E0A3-647F-40C0-9DBD-54C4CBD56283](https://zoobank.org/pub:9E11E0A3-647F-40C0-9DBD-54C4CBD56283)

Thabard C. & Fourvel J.-B. 2022. — Les restes de *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 (Carnivora, Mustelidae) du gisement Pléistocène inférieur de Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées, France). *Comptes Rendus Palevol* 21 (28) : 595-618. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a28>

RÉSUMÉ

Le gisement paléontologique de Montoussé (Montoussé, Hautes-Pyrénées, France), découvert par Édouard Harlé en 1892, est daté du Pléistocène inférieur (1,2-1,5 Ma) pour la brèche 5. Elle renferme un grand nombre d'espèces de petite à moyenne taille, dont une série homogène et importante en terme de restes de petits mustélidés. Cet article se concentre sur leur analyse morphologique et ostéométrique à travers un corpus de 52 restes. Nous proposons ici une analyse morphologique et métrique, afin de produire des clefs d'identification discriminant la belette *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 de l'hermine *Mustela erminea* Linnaeus, 1758, ainsi que leurs formes fossiles respectives *Mustela praenivalis* Kormos, 1934 et *Mustela palerminea* Pétenyi, 1864. Cette identification spécifique est discutée à la lumière du contexte chrono-climatique. En effet, ces petits carnivores sont particulièrement sensibles aux variations climatiques et une corrélation est établie entre leur taille et l'environnement. Une meilleure connaissance de la variabilité inter et intraspécifique de ces espèces pourrait conduire à en faire des marqueurs paléoenvironnementaux valables. L'étude de la variabilité chez les formes anciennes remet en question leur valeur spécifique.

ABSTRACT

Remains of the weasel Mustela nivalis Linnaeus, 1766 (Mammalia, Carnivora) from the Early Pleistocene breccia of Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées, South-West France).

The palaeontological site of Montoussé (Montoussé, Hautes-Pyrénées, France) was discovered by Édouard Harlé in 1892. Montoussé Breccia 5 is dated from the Early Pleistocene (1.2-1.5 Ma). It has yielded a large number of small to medium-sized species, including a homogeneous series and important sample of small mustelids. We provide here a morphological and metrical analysis of these 52 mustelid specimens in order to provide identification keys that differentiate the weasel *Mustela nivalis*

MOTS CLÉS
Paléontologie,
ostéométrie,
morphologie,
Mustela,
Pléistocène inférieur,
Montoussé.

KEY WORDS
Palaeontology,
osteometry,
morphology,
Mustela,
Early Pleistocene,
Montoussé.

Linnaeus, 1766, the stoat *Mustela erminea* Linnaeus, 1758, and their fossil relatives *Mustela praeivalis* Kormos, 1934 and *Mustela palerminea* Pétenyi, 1864. The specific identifications are discussed in chrono-climatic context. These small carnivores are particularly sensitive to climatic variations and a correlation is established between their size and the environment. A better knowledge of inter- and intra-specific variability of these species could lead to making them valid paleoenvironmental markers. The study of variability in the fossil forms raises doubts about their specific value.

EXTENDED ABSTRACT

MONTOUSSÉ 5

The Montoussé site is made up of six breccias. Montoussé breccias 1 and 2 were discovered by Édouard Harlé at the end of the 19th century, while breccias 3 to 6 were recognized and excavated by André Clot in the second half of the 20th century. Montoussé breccia 5 is located above the first four breccias, higher in the quarry (about 630 m a.s.l.). Breccia 5, which is thirteen metres deep, results from the widening of a karstic fissure in a well and has no visible stratigraphy because the various elements composing its filling have been reworked (Clot *et al.* 1976a). This locality contains a large number of small to medium-sized species including herpetofauna (including toad, frog, slowworm, salamander, snake, chelonian), birds (including crow, flycatcher, insectivorous passerine, blackbird, thrush, jay?, *Palaeocryptonix* Depéret, 1892) and mesofauna (lagomorph). An important part of the microfauna comprises rodents, insectivores, bats and small carnivores represented by small mustelids (Clot *et al.* 1976a). Rare remains belong to large mammals such as cervids (*Cervus* Linnaeus, 1758 and *Libralces* Azzaroli, 1952), bovids (*Procamptoceras* Schaub, 1924), suids and rhinocerotids (*Stephanorhinus* Kretzoi, 1942) (Table 1).

Among the fauna, some taxa support an Early Pleistocene age. The presence of a *Procamptoceras brivatense*? (identification by E. Heintz) appears only during MNQ 17 and 18 associated with the probable presence of *Cervus philisi* Echassoux, 2001 and *Libralces gallicus* Azzaroli, 1952. The presence of *Ursus etruscus* Cuvier, 1823, *Canis etruscus* Major, 1877 and *Martes vetus* Kretzoi, 1947 reinforces the ancient character of the fauna, which is also confirmed by the association of microvertebrates strictly comparable to the faunas of Ostramoz 3 (Hungary). Thus, the faunal association from Breccia 5 probably belongs to a later period than 1.8-1.5 Ma.

MORPHOMETRIC RESULTS

The small mustelid sample consists of 52 specimens including both cranial and postcranial remains belonging to at least nine individuals. The Minimal Number of Elements (MNE) indicates that the sample is composed of about 19 % mandibles and that the cumulative percentages of teeth add up to a total of 28 % of the MNE, against 15 % for the rest of the skeleton (Table 2).

The osteo- and odontometric analyses allow the Breccia 5 samples to be placed within the range of the *Mustela praeivalis* Kormos, 1934 – *M. nivalis* Linnaeus, 1766 lineage. Figures 4

and 5 show that the confidence ellipses resulting from the Breccia 5 sample integrate that of *M. praeivalis* and *M. nivalis* while *M. palerminea* Pétenyi, 1864 and *M. erminea* Linnaeus, 1758 have larger average values. An overlap field is nevertheless present, due to the variation in the size of the individuals, which does not allow a categorical diagnosis (Fig. 5).

Morphology confirms the preliminary results from the metrics because the diagnosis corresponds to *M. nivalis*. One of the criteria that most clearly enables to discriminate between the two species is the swelling developed at the base of the protoconid of the lower carnassial in stoats, which is inconspicuous or even absent in weasels. Individuals from Breccia 5 do not have a developed protoconid diagnostic of stoats. However, an overlap is also possible considering that males show a slight bulge on the vestibular surface (Fig. 6).

As with the high variability of metrics, significant morphological variability was identified with 24 morphotypes for eight anatomical elements (including lower canine, p3, p4, m1, m2, P4, mandibular corpus and femur). When the morphotypes made it possible to sex the individuals, A corresponds to the females and B to the males (Fig. 6). The morphology also allowed exclusion of *M. praeivalis* because all individuals from Breccia 5 have morphological characters diagnostic of the extant weasel *M. nivalis*.

VARIABILITY IN SMALL MUSTELIDS

The comparisons between various populations of weasels led to question size variability. Small mustelids are sensitive to local climatic variations, and a significant intraspecific inter-population variability was demonstrated according to the geographical areas concerning the size of the different samples. To this is added individual intraspecific variability, in particular with sexual dimorphism which is very marked and therefore an important factor of variability, from both the perspective of the metric and of the morphology. The identification of morphotypes within Montoussé Breccia 5 has thus made it possible to highlight this phenomenon.

SIZE EVOLUTION OVER TIME AND SPACE

The variability of the populations of small mustelids has also allowed reflection on the correlation between climate and size over time. Since it is accepted that their size follows an anti-Bergmann law, this ecological rule will serve as a benchmark for the variations in the size of populations during the Pleistocene, depending on the glacial cycles when size decreases and interglacial ones when it increases (Erlinge 1987 ; Abramov &



FIG. 1. — Localisation du site de Montoussé, Hautes-Pyrénées, France. Fond de carte Alamy.

Baryshnikov 1999; Marciszak & Socha 2014). Some authors agree that the size of the *M. praenivalis* – *M. nivalis* and *M. palerminea* – *M. erminea* lines gradually decreases over time. We find large individuals in the Early Pleistocene before seeing a gradual shrinkage during the Middle Pleistocene to end with small individuals in the Late Pleistocene. This diachronic evolutionary pattern is correlated with the passage from the fossil forms, *M. praenivalis* and *M. palerminea*, to the extant ones. However, when the comparisons do not take into account the same ecotypes from the same chrono-climatic phase, the comparisons incorporate biases that smooth out the patterns of change in size. Indeed, the variation in size observed in extant populations across Europe applies to fossil populations. This is why, without invalidating the correlation of a decrease in size during cold climatic phases, as well as the variation in size along a north-south gradient, we should not have too schematic a view by omitting the local climatic variations. On a local scale, these small mustelids seem to be good indicators of climatic variations, but the signal becomes blurred when the data are gathered on a larger scale.

SUBSPECIFIC STATUS OF THE FOSSIL FORMS

The significant variability of the m1s sample from Montoussé Breccia 5, added to the absence of *M. praenivalis* and the presence of morphotypes with modern characters, leads us to question the specific value of *M. praenivalis*. The diagnosis

made for the latter from sites in Central Europe (Deutsch-Altenburg 2, Villany, Beremend, Schernfeld, Erpfingen, Sackdilling) is perhaps not valid for the whole of Europe and would therefore have an ecotype (or subspecies) status like *M. nivalis kudarensis* Baryshnikov, 2009. However, in the absence of a sufficient corpus comparison, this hypothesis needs to be confirmed by a more detailed analysis of the morphology and the intraspecific variability of the species.

The presence of Montoussé's A0 morphotype tends to indicate a period of transition when the two evolutionary states cohabited, giving rise to an intermediate form comprising plesiomorphic characters (Fig. 12). The application of ecotypes to fossil forms thus makes it possible to consider that the phylogenetic evolution of the lineages did not occur synchronously on a European scale, with the persistence of fossil forms in certain areas and their early disappearance in others, which seems to have been the case for Montoussé Breccia 5.

INTRODUCTION

Les belettes *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 et les hermines *Mustela erminea* Linnaeus, 1758 sont les plus petits représentants du genre *Mustela* Linnaeus, 1758 et de la famille des Mustelidae Fischer, 1817. Ce sont des espèces récurrentes des assemblages fauniques du Pléistocène, dont la reconnaissance

est souvent réduite à la simple mention dans les listes fauniques et ne faisant que rarement l'objet d'études fines et systématiques (e.g. Sima de los Huesos [Garcia *et al.* 1997]; Caune de l'Arago [Moigne *et al.* 2006]; Moula-Guercy [Valensi *et al.* 2012]). Ces lacunes analytiques sont dues à la très petite taille des ossements débouchant sur un travail d'identification peu aisé, ainsi qu'au manque de données dans la littérature scientifique, compliquant la mise en contexte. À cela s'ajoute la difficulté à différencier la belette de l'hermine (Hugueney 1975). Bien que désignée de manière indifférenciée sous l'appellation générique de « petits mustélidés », l'hermine (pesant de 100 à 450 g pour une longueur de 27 à 40 cm, queue incluse, chez les mâles *in* Aulagnier *et al.* 2008) a une taille et un poids pouvant atteindre le double de celui de la belette (pesant de 54 à 200 g pour une longueur de 17 à 30 cm, queue incluse, chez les mâles *in* Aulagnier *et al.* 2008). Toutefois, les deux espèces montrent un dimorphisme sexuel très marqué, de sorte que les belettes mâles les plus grandes peuvent atteindre la taille des hermines femelles les plus petites (Hugueney 1975).

Si l'hermine a une répartition circumboréale, préférant les zones froides et tempérées de l'holarctique (Hongrie, Ukraine, Pologne, Russie *in* King 1983), la belette est ubiquiste et couvre un grand nombre de biomes de la planète (dont l'Europe [excepté l'Irlande et l'Islande], l'Afrique du Nord, la grande majorité du continent asiatique et l'Amérique du Nord *in* Abramov & Baryshnikov 1999). La belette s'adapte donc facilement à des climats et des écosystèmes distincts et sa taille peut varier de manière significative selon sa distribution géographique. À ce titre, la sous-espèce *M. nivalis pygmaea* Allen, 1903, dont l'aire de répartition se trouve contrainte au nord-est de la Sibérie, est de petite taille (les mâles mesurant en moyenne 16 cm, queue comprise), tandis que *M. nivalis boccamela* Bechstein, 1800, inféodée aux zones méditerranéennes, est une sous-espèce de grande taille (les mâles mesurant en moyenne 27 cm, queue incluse) (Abramov & Baryshnikov 1999). Chez les petits mustélidés, la variation de la taille suit une loi anti-Bergmann avec les individus les plus grands dans les basses latitudes, et les plus petits dans les hautes (Hugueney 1975; Dajoz 2006). Leur sensibilité aux variations climatiques locales vient s'ajouter à une variabilité métrique inhérente à ces espèces (Abramov & Baryshnikov 1999).

Il faut également prendre en compte la problématique des formes anciennes *Mustela praeivalis* Kormos, 1934 et *Mustela palerminea* Pétenyi, 1864. Certains auteurs s'accordent à dire que la taille des lignées *M. praeivalis* – *M. nivalis* et *M. palerminea* – *M. erminea* diminue progressivement au cours du temps (Marciszak 2012; Marciszak & Socha 2014; Crégut-Bonnouire *et al.* 2018). On retrouve des individus de taille importante au Pléistocène inférieur (Deutsch-Altenburg 2 *in* Rabeder 1976), avant de constater une diminution progressive de la taille au cours du Pléistocène moyen (La Fage *in* Hugueney 1975) pour arriver à des individus de petite taille au Pléistocène supérieur (Gerde *in* Clot 1980), le dernier maximum glaciaire étant le paroxysme de ce phénomène. Ce schéma évolutif diachronique est à corrélérer avec le passage des formes anciennes, *M. praeivalis* et *M. palerminea*, aux formes actuelles. Au Pléistocène inférieur ne sont reconnues que

les formes fossiles qui cohabiteront au cours du Pléistocène moyen avec les formes actuelles nouvellement apparues, avant d'être définitivement remplacées au Pléistocène supérieur. Toutefois, les caractères morphométriques restent peu fiables pour différencier les formes fossiles des formes modernes, en raison de l'importante variabilité du genre, et les attributions spécifiques aux formes anciennes semblent souvent se faire par défaut, à partir du contexte chronologique général des sites.

Enfin, la pression induite par la compétition inter et intra-spécifique conduit aussi à des variations importantes (Erlinge 1987). L'étude des populations actuelles permet d'inférer des caractéristiques écologiques aux populations fossiles. Selon la règle écologique anti-Bergmann, la répartition de la taille des populations est en partie expliquée par la compétition inter-spécifique. Les hermines occupant principalement l'aire de répartition holarctique, les belettes des zones plus méridionales prennent la niche écologique laissée vacante et ont donc une taille plus importante (Erlinge 1987).

La présente étude se fonde sur l'analyse paléontologique des petits mustélidés de la faille numéro 5 de Montoussé (Montoussé, Hautes-Pyrénées). À partir de cet assemblage homogène et quantitativement important, et en combinant des critères métriques et morphologiques, il est possible de préciser l'identification spécifique des spécimens de Montoussé tout en discutant les diagnostics des différentes formes fossiles (*M. praeivalis*, *M. palerminea*) et récentes (*M. nivalis*, *M. erminea*). Sur la base de cette première analyse discriminante, une réflexion concernant la variabilité chez les petits mustélidés au cours du Pléistocène européen est menée.

LE SITE DE MONTOUSSÉ

La commune de Montoussé est située dans la vallée de la Neste, dans les Hautes-Pyrénées (Fig. 1), à environ 120 km au sud-ouest de Toulouse.

Le site, composé de six localités (ou failles) distinctes, est mis au jour lors de l'exploitation d'une carrière de calcaire. Les failles de Montoussé 1 et 2, découvertes par Édouard Harlé à la fin du XIX^e siècle, sont espacées d'une douzaine de mètres et situées à une altitude de 600 m au-dessus du niveau de la mer, soit une centaine de mètres au-dessus de la rivière de la Neste (Harlé 1892). Suite à l'étude du cortège faunique et sa réévaluation par Alimen (1964), un âge Pléistocène moyen est proposé. L'échantillon paléontologique de ces failles comprend une faune diversifiée de carnivores (*Ursus* sp., *Canis etruscus* Major, 1877, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758), *Vulpes vulpes* (Linnaeus, 1758)), d'équidés (*Equus caballus mosbachensis* Reichenau, 1903), de rhinocerotidés (*Stephanorhinus hemitoechus* (Falconer, 1868), *Stephanorhinus kirchbergensis* (Jäger, 1839)), de suidés (*Sus*?), de bovidés (*Bos* Linnaeus, 1758 ou *Bison* C.H.Smith, 1827) et de lagomorphes auxquels s'ajoutent des cervidés (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 et *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758)), taxons les plus abondants (Harlé 1892; Alimen 1964; Clot 1975).

Les failles 3 et 4 sont découvertes par André Clot (Clot 1975). Ces deux localités, situées à la même altitude que les

TABLEAU 1. — Liste faunique de Montoussé 5 (hors microfaune, herpétofaune et avifaune), données issues de Clot *et al.* 1976a, b et données inédites (*).

Classe	Famille	Genre	Espèce
Primates Linnaeus, 1758	Cercopithecidae Gray, 1821	<i>Macaca</i> Lacépède, 1799	<i>Macaca</i> sp.
Lagomorpha Brandt, 1855	Leporidae Batsch, 1788	<i>Hypolagus</i> Dice, 1917	<i>Hypolagus brachygnathus</i> (Kormos, 1930)
Lagomorpha	Leporidae	<i>Oryctolagus</i> Lilljeborg, 1873	<i>Oryctolagus</i> sp.
Lagomorpha	Prolagidae Gureev, 1964	<i>Prolagus</i> Pomel, 1853	<i>Prolagus corsicanus</i> (Wagner, 1832)
Artiodactyla Owen, 1848	Cervidae Batsch, 1788	<i>Libralces</i> Azzaroli, 1952	<i>Libralces gallicus</i> Azzaroli, 1952
Artiodactyla	Cervidae	<i>Cervus</i> Linnaeus, 1758	<i>Cervus philisi</i> auteur date?
Artiodactyla	Bovidae Gray, 1821	<i>Procamptoceras</i> Schaub, 1924	<i>Procamptoceras brivatense</i> Schaub, 1923
Artiodactyla	Suidae Gray, 1821	Gen. indet.	Sp. indet.
Perissodactyla Owen, 1848	Rhinocerotidae Gray, 1821	<i>Stephanorhinus</i> Kretzoi, 1942	<i>Stephanorhinus etruscus</i> (Falconer, 1868)
Carnivora Bodwich, 1821	Felidae Batsch, 1788	<i>Lynx</i> Kerr, 1792	<i>Lynx issiodorensis</i> * (Croizet & Jobert, 1828)
Carnivora	Felidae	<i>Panthera</i> Oken, 1816	<i>Panthera</i> cf. <i>gombaszoegensis</i> * Kretzoi, 1938
Carnivora	Felidae	<i>Felis</i> Linnaeus, 1758	<i>Felis silvestris</i> * Schreber, 1777
Carnivora	Felidae	<i>Homotherium</i> Fabrini, 1890	<i>Homotherium</i> sp.*
Carnivora	Canidae Batsch, 1788	<i>Canis</i> Linnaeus, 1758	<i>Canis etruscus</i> * Major, 1877
Carnivora	Canidae	<i>Vulpes</i> Frisch, 1775	<i>Vulpes</i> sp.*
Carnivora	Mustelidae Batsch, 1788	<i>Martes</i> Pinel, 1792	<i>Martes</i> cf. <i>vetus</i> Kretzoi, 1947
Carnivora	Mustelidae	<i>Martellictis</i> Bartolini Lucenti, 2018	<i>Martellictis</i> sp.*
Carnivora	Mustelidae	<i>Mustela</i> Linnaeus, 1758	<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766
Carnivora	Ursidae Batsch, 1788	<i>Ursus</i> Linnaeus, 1758	<i>Ursus etruscus</i> * Cuvier, 1823

failles 1 et 2 d'Harlé, datent aussi du Pléistocène moyen. Ces deux failles comprennent une faune abondante et diversifiée d'équidés (*Equus caballus* Linnaeus, 1758), de cervidés (*Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*) et de bovidés (restes de grand bovidé). Pour les carnivores, *Ursus deningeri* Richenau, 1904, *Canis etruscus*, *Vulpes vulpes*, *Felis silvestris* Schreber, 1777 et *Meles meles* (Linnaeus, 1758) sont identifiés aux côtés de *Mustela nivalis* et *Mustela palerminea*. Les lagomorphes, abondants dans la faille 4, comprennent des représentants des deux genres *Oryctolagus* Lilljeborg, 1873 et *Lepus* Linnaeus, 1758 accompagnés de la marmotte *Marmota marmota mesostyla* Chaline, 1972 (Clot 1975). Enfin, deux dernières localités sont reconnues suite aux travaux d'André Clot : les failles 5 et 6. La faille 6 est située légèrement en dessous de Montoussé 5 (Clot & Duranthon 1990). L'assemblage comprend de nombreux restes d'ours (probablement *Ursus deningeri*), un loup comparable à *Canis lupus lunellensis* Bonifay, 1971, *Mustela putorius* Linnaeus, 1758, *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758), *Mustela erminea* et des restes de *Mustela praeivalis* (Clot & Duranthon 1990). L'ensemble de ces failles appartiennent à une phase tempérée de la glaciation mindélienne et seule Montoussé 5 est antérieure (Clot *et al.* 1976b).

MONTOUSSÉ 5

La faille 5 de Montoussé est située 30 m au-dessus des quatre précédentes, dans un palier supérieur de la carrière à 630 m d'altitude au-dessus du niveau de la mer. La faille, mesurant 13 m de hauteur, est issue de l'élargissement d'une fissure en puits (Clot *et al.* 1976b). Elle ne comporte aucune stratigraphie visible car les différents éléments composant son complément ont été soutirés (Clot *et al.* 1976a). Cette localité, qui a fonctionné *a priori* comme piège à faune, comprend de nombreuses espèces de petite et moyenne tailles (Tableau 1). Lors du remplissage, les petits ossements ont

pu être facilement transportés jusque là par phénomène de colluvionnement. Par ailleurs, les sédiments de la faille 5 ont été tamisés, augmentant, de fait, la proportion de mésofaune et de microfaune. La faille comporte de très nombreux restes d'herpétofaune (crapaud, grenouille, salamandre, orvet, serpent, tortue), d'avifaune (corbeaux, oiseaux gobemouche, passereaux insectivores, merles, grives, geai ?, *Palaeocryptonix* Depéret, 1892) et de mésofaune (lagomorphes). Une part importante de microfaune compose le cortège faunique avec des rongeurs, insectivores, chiroptères et les très petits carnivores représentés par les petits mustélidés (Clot *et al.* 1976a). Enfin, les restes de grande faune sont rapportés à des cervidés (*Cervus* Linnaeus, 1758), bovidés (*Procamptoceras* Schaub, 1924), suidés et rhinocerotidés (*Stephanorhinus* Kretzoi, 1942). Les quelques restes de grande faune sont dans un état de fragmentation avancé, fortement minéralisés et souvent associés à une matrice sédimentaire bréchifiée.

Certains taxons attestent de l'ancienneté du remplissage et tendent à le situer au Pléistocène inférieur. La mention d'un *Procamptoceras brivatense*? (identification E. Heintz) est, à ce titre, symptomatique, le genre monospécifique n'étant mentionné qu'au cours des MNQ 18 et 17 soit entre 2,5 et 1,5 Ma (Duvernois & Guérin 1989). Cette attribution chronologique est renforcée par la présence probable de « *Cervus* » *philisi* Echassoux, 2001 et *Libralces gallicus* Azzaroli, 1952 (Clot *et al.* 1976b). Soulignons d'ailleurs que l'association *P. brivatense* Schaub, 1923 – « *C.* » *philisi* est typique d'ensembles paléontologiques, dont Saint-Vallier, Senèze, Perrier-Roccaneyra en France ou encore Puebla de Valverde, en Espagne (Guérin & Patou-Mathis 1996). La mention d'*Ursus etruscus*, de *Canis etruscus*, des petits mustélidés et *Martes vetus* Kretzoi, 1947 (Clot *et al.* 1976a, b; Clot & Duranthon 1990) renforce le caractère ancien de l'association faunique. *Martellictis* sp., identifiée à Montoussé 5, est également représentative des phases anciennes du Pléistocène, puisque les dernières occurrences de « martres-lutrine » datent de 1,4 Ma (Croitor &

TABEAU 2. — Quantification des parties squelettiques des petits mustélidés de Montoussé 5. Abréviations : **i2**, deuxième incisive inférieure; **m1**, première molaire inférieure (canassière inférieure); **NME**, nombre minimum d'éléments; **NRDt**, nombre minimum de restes déterminés; **P3**, troisième prémolaire supérieure; **P4**, quatrième prémolaire supérieure (canassière supérieure).

Élément anatomique	NRDt latéralisation			Total	% NRDt	NME	% NME
	Droit	Gauche	Indéterminé				
i2	–	–	1	1	1,9	1	1,9
Canine inférieure	3	1	–	4	7,7	2	3,8
m1	2	1	–	3	5,7	2	3,8
Canine supérieure	1	2	–	3	5,7	2	3,8
P3	2	1	–	3	5,7	2	3,8
P4	5	3	–	8	15,3	5	9,6
Mandibules	10	7	–	17	32,7	10	19,3
Fragment maxillaire	1	–	–	1	1,9	1	1,9
Fémur	1	3	–	4	7,7	3	5,7
Tibia	2	1	–	3	5,7	2	3,8
Humérus	2	–	–	2	3,8	2	3,8
Indéterminé	–	–	–	3	5,7	–	–

Brugal 2010). Notons enfin la présence du macaque (*Macaca* sp.), sous la forme d'une unique prémolaire supérieure (Clot *et al.* 1976a). Si le macaque perdure jusqu'au Pléistocène moyen (e.g. mandibule de Montsaunès *in* Harlé 1892), sa présence est typique d'une phase ancienne du Pléistocène. L'association de microvertébrés strictement comparables aux faunes d'Osztramos 3 (Hongrie) situe bien l'association faunique de Montoussé 5 au cours d'une phase probablement postérieure à 1,8-1,5 Ma.

De plus, l'assemblage est représentatif des cortèges fauniques du Pléistocène inférieur avec un nombre important de taxons de carnivores (17,2%), en particulier avec la prédominance des félinidés : *Homotherium* sp., *Panthera* cf. *gombaszoegensis* Kretzoi, 1938, un lynx de taille robuste rattaché à *Lynx issiodorensis* (Croizet & Jobert, 1828) et *Felis silvestris*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La série paléontologique de Montoussé 5 est conservée au Muséum d'histoire naturelle de Toulouse. Elle est composée de 52 restes (Tableau 2). Les éléments appartenant au squelette crânial sont majoritaires avec 41 restes (77%) représentés principalement par des dents isolées ($n = 24$) et des mandibules ($n = 17$). Seulement neuf éléments appartiennent au squelette post-crânial (Tableau 2). Un nombre minimum de neuf individus est estimé, avec sept mandibules droites et deux m1 droites isolées. Le NME indique que la collection est composée à près de 19% de mandibules, et que les pourcentages cumulés de dents amènent à un total de 28% du NME, contre 15% pour le reste du squelette. L'état général de conservation de la collection est très correct, notamment pour les éléments les plus minéralisés, tels que les dents.

L'analyse morphologique est réalisée à la loupe binoculaire et à partir de l'enregistrement photographique de la collection. Des individus de comparaison conservés au Muséum d'histoire naturelle de Toulouse sont également utilisés. Des descriptions morphologiques issues de la littérature (Bonifay 1971; Huguency 1975; Rabeder 1976; Wiszniowska 1989; Guérin & Patou-Mathis 1996; Abramov & Baryshnikov

1999; Baryshnikov 2009; Marciszak 2016; Crégut-Bonnoure *et al.* 2018) sont confrontées aux observations faites sur le matériel de Montoussé.

Toutes les valeurs ostéo- et odontométriques sont obtenues via l'utilisation du pied à coulisse électronique de précision 0,01 mm. Les mesures dentaires et mandibulaires sont effectuées en suivant les protocoles de mesures propres au genre *Mustela* (Marciszak 2016; Marciszak *et al.* 2017b; Crégut-Bonnoure *et al.* 2018). Les mesures principales prises sur les dents sont les dimensions maximales de la couronne à sa base en vue occlusale. Ces mesures sont définies à partir de l'axe mésio-distal de la dent (Hillson 2005). Le diamètre mésio-distal correspond à la longueur de la dent et le diamètre vestibulo-lingual à la largeur (excepté pour les incisives et les canines où le DMD correspond à la largeur et le DVL à la longueur) (Fig. 2). Les mesures de l'os mandibulaire sont décrites dans la Figure 3.

Pour les éléments post-céphaliques, nous suivons le protocole de mesure de von den Driesch (1976). Pour les os longs, la largeur (diamètre transverse) et l'épaisseur (diamètre antéro-postérieur) des épiphyses et de la diaphyse sont mesurées ainsi que la longueur totale.

L'ensemble des données morphométriques a fait l'objet de traitements statistiques et de projections graphiques réalisées à partir du logiciel R, sous l'environnement Rstudio (R Core Team 2019) et avec l'utilisation des packages ggplot2 (Wickham 2016), dplyr (Whickham *et al.* 2019a) et les packages de l'environnement tidyverse (Whickham *et al.* 2019b).

ABRÉVIATIONS

DAPd	diamètre antéro-postérieur distal;
DAPp	diamètre antéro-postérieur proximal;
DMD	diamètre mésio-distal;
DTd	diamètre transverse distal;
DTp	diamètre antéro-postérieur distal;
DVL	diamètre vestibulo-lingual;
Ht	hauteur;
Max.	maximum;
Min.	minimum;
Moy.	moyenne;
NME	nombre minimum d'éléments;
NMI	nombre minimum d'individus;

NRDt	nombre minimum de restes déterminés ;
SD	écart-type ;
m	molaire ;
p	prémolaire inférieure ;
P	prémolaire supérieure ;
MNQ	Mammifère du Néogène et Quaternaire (système des biozones selon Guérin 1982).

PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE

Ordre CARNIVORA Bodwich, 1821
Sous-ordre CANIFORMIA Kretzoï, 1943
Famille MUSTELIDAE Fischer, 1817
Sous-famille MUSTELINAE Fischer, 1817
Genre *Mustela* Linné, 1758

Mustela nivalis Linné, 1766

DESCRIPTION

Deuxième incisive inférieure

Matériel. Une deuxième incisive indéterminée isolée (F914).

La deuxième incisive inférieure de Montoussé est large et aplatie. De forme carrée, la face vestibulaire est bombée tandis que la face linguale est concave (Fig. 7A). Elle est de taille relativement importante (Tableau 5).

Canines inférieures

Matériel. Trois canines inférieures droites isolées (F928, F926, F925), une canine inférieure gauche isolée (F927).

La collection comprend quatre canines inférieures. Fortement courbée en face vestibulaire, la face distale comporte un cingulum marqué tandis que la face mésiale est plus lisse (Fig. 7B). Un renflement marqué sur la face occlusale est présent, rattachant l'échantillon à *M. nivalis* car ce critère est absent chez *M. erminea*. Une attribution à *M. praenivalis* ou *M. palerminea* est exclue en raison de la finesse des canines (Rabeder 1976; Wiszniowska 1989).

Deux morphotypes sont identifiés selon les schémas de Rabeder (1976). Le morphotype A (F927, F928) correspond aux femelles ayant des canines plus courbées et plus fines en raison d'un renflement moins marqué à la base de la couronne (Fig. 6). Le morphotype B correspond aux mâles (F926), dont le renflement est plus important et la dent plus droite (Fig. 6). Enfin, bien que modeste, l'étude du rapport DMD/DVL de l'échantillon indique une tendance de taille se rapportant à la lignée *Mustela nivalis* (Tableau 5).

Troisièmes prémolaires inférieures

Matériel. Une p3 gauche incluse sur mandibule (F138), deux p3 droites incluses sur mandibule (F104, F906).

La p3 est formée d'une cuspid unique et haute, le protoconide, situé en partie mésiale de la dent. Chez l'hermine, la p3 comporte un cingulum sur la face linguale en partie distale de la dent. Ce cingulum est absent chez la belette, lui donnant un aspect plus écrasé. En l'absence de ce cingulum, les p3 de Montoussé 5 sont rapportées à l'espèce *M. nivalis*.

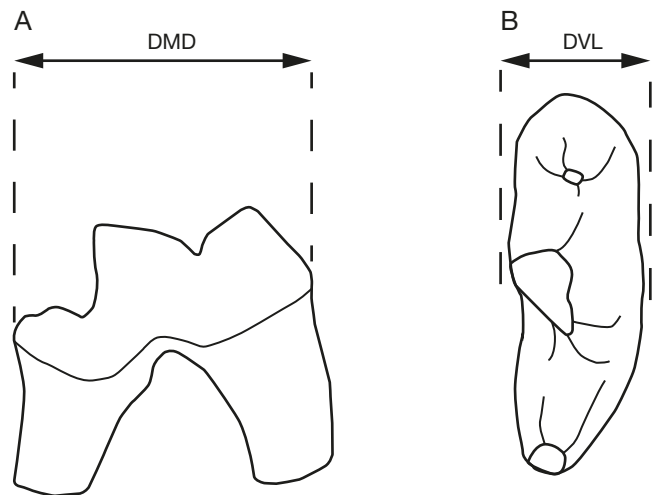


Fig. 2. — Schéma de mesure de la carnassière inférieure : A, vue vestibulaire ; B, vue occlusale. Abréviations : DMD, diamètre mésio-distal ; DVL, diamètre vestibulo-lingual.

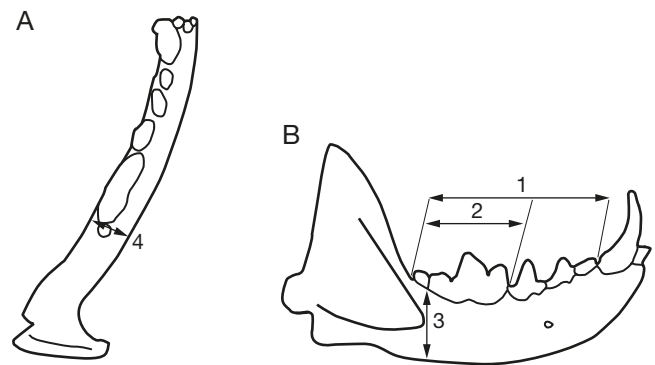


Fig. 3. — Schéma de mesure de la mandibule : A, vue occlusale ; B, vue latérale. Numéros : 1, longueur des jugales ; 2, longueur des molaires ; 3, hauteur derrière m1 ; 4, diamètre transverse derrière m1.

Deux morphotypes sont identifiés. Le morphotype A (F906, F104) correspond à une dent de forme allongée avec la face linguale relativement droite (Fig. 6). Le morphotype B (F138) correspond à une dent plus large en partie mésiale et se rétrécissant en partie distale, avec une face linguale qui comporte une légère échancrure en partie centrale (Fig. 6).

L'étude du rapport DMD/DVL intègre le champ de variation de *M. praenivalis* et *M. nivalis* (Tableau 5).

Quatrièmes prémolaires inférieures

Matériel. Six p4 droites incluses sur mandibule (F104, F906, F805 + F655, F404, F905, F915), cinq p4 gauches incluses sur mandibule (F138, F908, F904, F283, F813).

Onze p4, toutes incluses sur leur mandibule, composent l'échantillon de Montoussé 5. La p4 est constituée d'une unique cuspid haute et tranchante, le protoconide, qui est située en partie centrale de la dent. Le cingulum est plus fortement marqué sur la face linguale que sur la face vestibulaire (Fig. 7C). L'absence d'un élargissement en partie disto-linguale confirme l'appartenance de l'échantillon à *M. nivalis* (Marciszak 2016; Marciszak *et al.* 2017a, b; Crégut-Bonnouire *et al.* 2018).

TABLEAU 3. — Odontométrie comparée des quatrièmes prémolaires inférieures de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal ; **Moy.**, moyenne ; **SD**, écart-type.

Site et espèce	n°	DMD Moy. (mm)	SD
Pléistocène inférieur			
Montoussé 5	11	2,25	0,29
Deutsch-Altenburg 2 <i>Mustela praeivalis</i> Kormos, 1934	7	2,32	0,16
Deutsch-Altenburg 2 <i>M. palerminea</i> Pétenyi, 1864	4	2,94	0,11
Pléistocène moyen			
Kudaro 1 et 3 <i>M. nivalis kudarensis</i> Baryshnikov, 2009	5	2,48	0,27
Pléistocène supérieur			
Coulet-des-Roches <i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758	4	2,95	0,31
Coulet-des-Roches <i>M. nivalis</i> Linnaeus, 1766	20	2,15	0,06

Trois morphotypes principaux sont identifiés. Les morphotypes A regroupent les dents dont la face linguale porte une échancrure ; les morphotypes B rassemblent celles comportant un renflement ; et le morphotype C concerne une dent dont la face linguale est quasiment droite.

Le morphotype A décrit une forme fine et allongée. La face linguale comporte une légère échancrure, tout comme la face vestibulaire, donnant un aspect pincé à la partie mésiale de la dent. Un léger renflement est présent en partie disto-linguale et la partie distale est arrondie (Fig. 6). De ce morphotype découlent deux sous-types A1 (F404, F283) et A2 (F104). Pour le morphotype A1 l'échancrure sur la face linguale est plus marquée, tout comme le renflement en partie disto-linguale, donnant un aspect moins allongé à la dent. La partie distale est plus anguleuse, la face vestibulaire est droite et ne comporte pas d'échancrure (Fig. 6). Le morphotype A2 a une forme similaire à celle du morphotype A1 à la seule différence que la face vestibulaire comporte une échancrure située plus bas que celle du morphotype A (Fig. 6).

Le morphotype B (F915, F906, F908) correspond à une dent dont la couronne est relativement large. Un léger renflement est présent sur la face linguale, la partie distale est arrondie et la face vestibulaire comporte une légère échancrure. Le morphotype B1 (F813) est une variante issue du morphotype B et décrit une dent d'aspect fin et allongé. Le renflement sur la face linguale est plus étroit, l'échancrure en partie mésio-vestibulaire est marquée et la partie distale de la dent est arrondie (Fig. 6).

Le morphotype C (F905, F904) correspond à une forme dont la couronne est relativement fine en partie mésiale et plus épaisse en partie distale. La face linguale est quasiment droite ; et la partie distale est déviée en direction de la face vestibulaire qui comporte une légère échancrure (Fig. 6).

Le rapport DMD/DVL des p4 intègre le champ de variation des belettes (Fig. 4 ; Tableau 3). Cette projection permet d'aborder et de comparer la variabilité intraspécifique à l'échelle de populations inféodées à des zones géographiques diffé-

rentes ainsi que différentes chrono-populations. Le premier échantillon de comparaison est le site de Deutsch-Altenburg 2 (Rabeder 1976) daté aux environs d'un million d'années et qui est proche chronologiquement de Montoussé 5. Il est situé à la limite de la zone d'influence du climat océanique et continental, soit la même zone que notre site d'étude. La longueur moyenne des p4 de Montoussé 5 est légèrement inférieure à celle des *M. praeivalis* de Deutsch-Altenburg 2, avec une variabilité plus importante (Tableau 3). Le deuxième échantillon de comparaison provient de Kudaro 1 et 3 (Baryshnikov 2009) au sud du Caucase, daté entre 350 et 250 ka. Les individus de Kudaro 1 et 3 appartiennent à une sous-espèce fossile de belette, *M. nivalis kudarensis*, ayant une taille plus importante (Tableau 3). Enfin, le dernier échantillon de comparaison provient du site du Coulet-des-Roches (Crégut-Bonnoure *et al.* 2018) dans le Sud-Est de la France. Le site date de la fin du Pléistocène supérieur, regroupant des individus du dernier maximum glaciaire (50-10 ka) et du Tardiglaciaire (10-8 ka). La moyenne non sexée des individus est inférieure à celle de Montoussé 5. Lorsque nous comparons les moyennes sexées, les mâles ont une longueur moyenne proche de Montoussé 5 (DMD Moy. = 2,21 mm, n = 14) tandis que les femelles ont une longueur moyenne plus petite (DMD Moy. = 2 mm, n = 6). En partant du principe que l'échantillon de Montoussé 5 contient des mâles et des femelles, ce qui est fortement probable compte tenu de l'importante variabilité de l'échantillon, les individus sont en moyenne plus grands que ceux de l'échantillon du Coulet-des-Roches.

Premières molaires inférieures

Matériel. Deux m1 droites isolées (F911, F912) et sept m1 droites incluses sur mandibule (F173, F903, F805 + F655, F822, F638, F104, F404) ; une m1 gauche isolée (F910) et quatre m1 droites incluses sur mandibule (F907, F138, F815, F283).

La collection de Montoussé 5 comprend 14 m1. La carnassière inférieure est composée d'un talonide en partie distale, suivi du trigonide. Ce dernier comporte deux cuspidés : le paraconide, déjeté vers la partie mésiale de la dent, et le protoconide, déjeté vers la partie distale. Le protoconide est plus haut que le paraconide. La jonction des deux cuspidés forme une gouttière sur la face linguale tandis que la face vestibulaire est relativement plane (Figs 7H-J ; 8). Aucune des dents de Montoussé 5 ne comporte un renflement marqué comme celui retrouvé chez l'hermine au niveau du protoconide en face vestibulaire (Marciszak 2016 ; Baryshnikov & Alekseeva 2017 ; Marciszak *et al.* 2017a, b ; Crégut-Bonnoure *et al.* 2018). De plus, les trois dents isolées attestent de la présence de deux racines (Fig. 7H-J), sans les racines additionnelles que l'on retrouve chez *M. erminea* (Huguéney 1975 ; Marciszak 2016).

Des variations observées au sein de la collection ont amené à l'identification de cinq morphotypes sur la base des variations morphologiques imputées au dimorphisme sexuel par Rabeder (1976) pour les types A et B. Les morphotypes A correspondent aux femelles et les B, aux mâles. Le morphotype AB est commun aux deux sexes (Fig. 6).

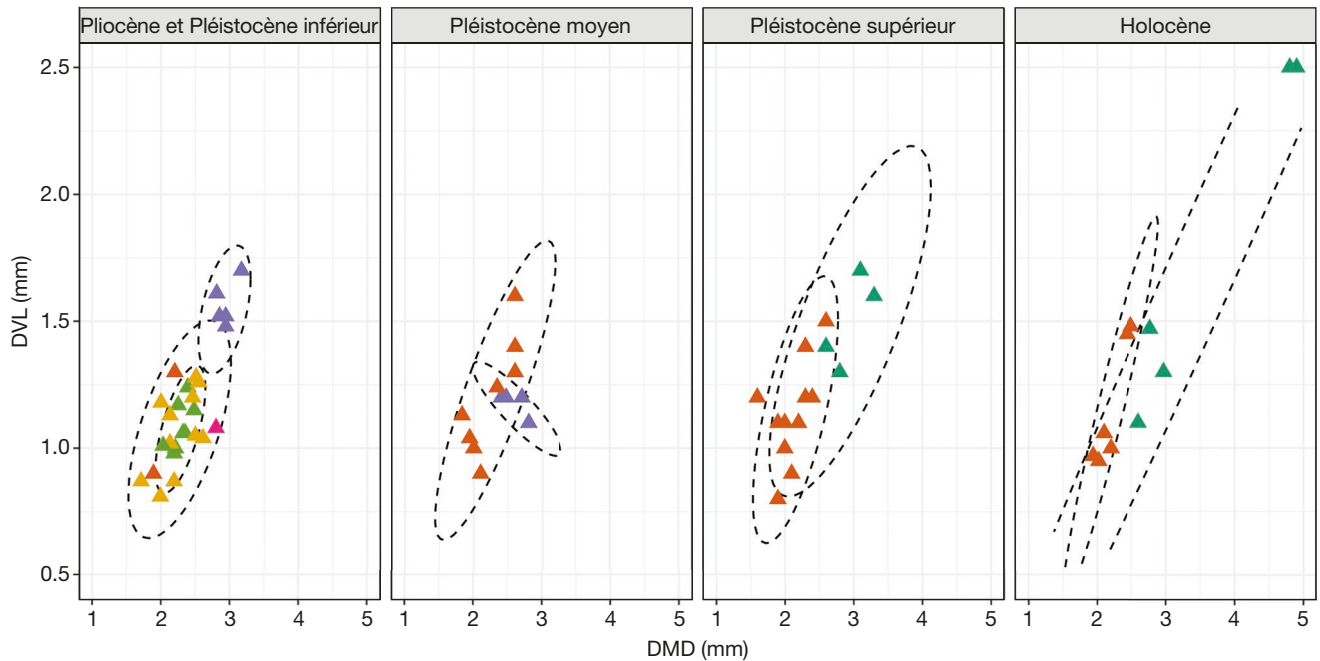


FIG. 4. — Projection bivariable du rapport DMD/DVL des p4 de petits mustélidés. Se référer à l'Annexe 14 pour la donnée de comparaison utilisée dans l'ensemble des graphes. Espèces : **jaune**, échantillon de Montoussé; **orange**, *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766; **rose**, *Mustela pliocenica* (Kormos, 1933); **vert clair**, *Mustela praenivalis* Kormos, 1934; **vert foncé**, *Mustela erminea* Linnaeus, 1758; **violet**, *Mustela palerminea* Pétenyi, 1864. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

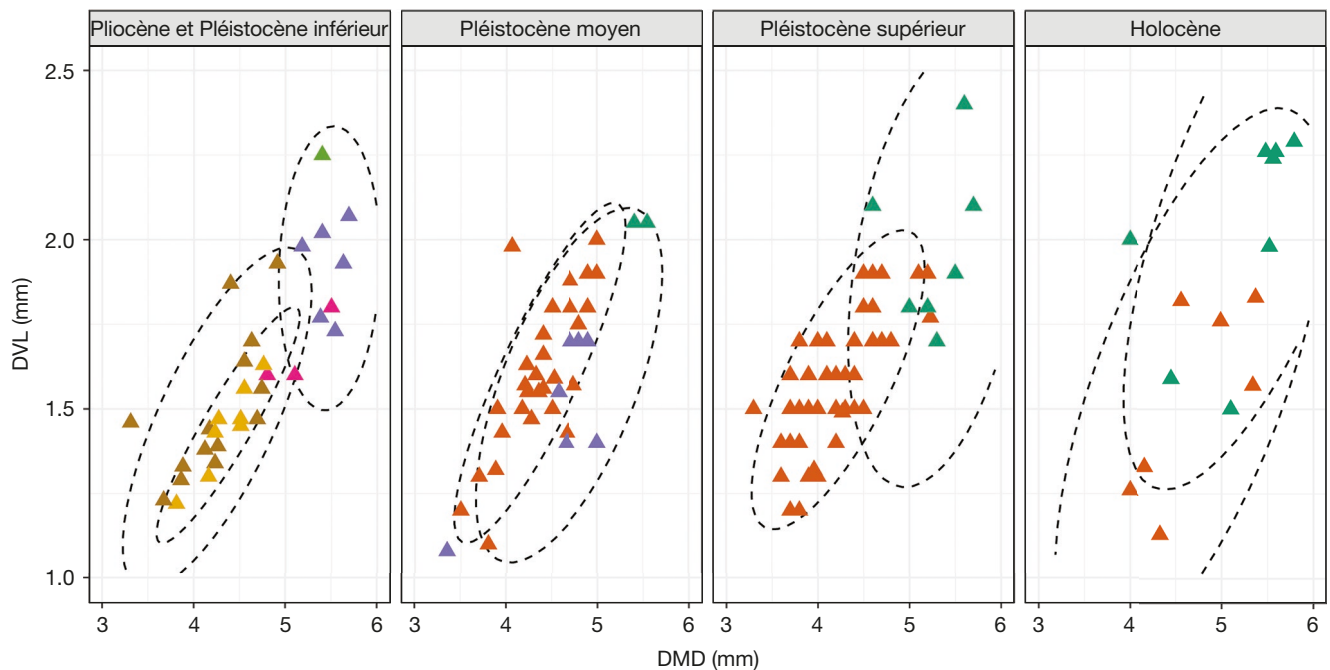


FIG. 5. — Projection bivariable du rapport DMD/DVL des m1 de petits mustélidés. Espèces : **jaune**, *Mustela praenivalis* Kormos, 1934; **marron**, échantillon de Montoussé; **orange**, *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766; **rose**, *Mustela pliocenica* (Kormos, 1933); **vert clair**, *Mustela plioermina* Stach, 1959; **vert foncé**, *Mustela erminea* Linnaeus, 1758; **violet**, *Mustela palerminea* Pétenyi, 1864. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

Le morphotype A0 (F815, F104) comprend deux dents aux caractères pléiomorphes. De forme générale allongée, la face vestibulaire en arc de cercle est légèrement anguleuse. La face linguale comporte une échancrure à la jonction paraconide/protoconide, ainsi qu'un léger renflement assez étalé au niveau

du protoconide. Le talonide d'aspect anguleux forme une légère pointe déjetée du côté vestibulaire (Fig. 6).

Le morphotype A (F910, F173, F903, F805 + F655, F911, F912) correspond à une dent fine dont la face vestibulaire est en forme d'arc de cercle sans discontinuité. La face linguale

TABEAU 4. — Odontométrie comparée des carnassières inférieures de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal ; **Moy.**, moyenne ; **SD**, écart-type.

Site et espèce	n°	DMD Moy. (mm)	SD
Pléistocène inférieur			
Montoussé	14	4,24	0,45
Deutsch-Altenburg 2	7	4,42	0,21
<i>Mustela praenivalis</i> Kormos, 1934			
Deutsch-Altenburg 2	4	5,47	0,23
<i>M. palerminea</i> Pétenyi, 1864			
Pléistocène moyen			
Orgnac 3	13	4,41	0,23
<i>M. nivalis</i> Linnaeus, 1766			
Montoussé 3	2	3,89	0,86
<i>M. nivalis</i>			
La Fage	183	4,15	
<i>M. nivalis</i>			
Kudaro 1 et 3	16	4,45	0,3
<i>M. nivalis</i>			
Pléistocène supérieur			
Coulet-des-Roches	4	5,16	0,51
<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758			
Coulet-des-Roches	30	4,28	0,24
<i>M. nivalis</i>			
Gerde	29	4,14	0,34
<i>M. nivalis</i>			

se creuse à la jonction paraconide/protoconide tandis qu'un léger renflement moins marqué que chez les mâles est présent à la base du protoconide, provoquant un léger rétrécissement du talonide en face linguale. Ce dernier est de forme arrondie (Fig. 6). Le morphotype A1 (F822, F638) est une variante du morphotype A et sa face vestibulaire est similaire à ce dernier. La face linguale se creuse aussi à la jonction paraconide/protoconide mais ne comporte pas de renflement. Le talonide est également arrondi (Fig. 6).

Le morphotype B (F138) désigne une dent d'aspect robuste. La face linguale comporte un renflement allant jusqu'au talonide. La face vestibulaire se creuse à la jonction paraconide/protoconide et montre un net renflement au niveau de ce dernier. L'élargissement de la couronne à la base du protoconide crée un rétrécissement du talonide (Fig. 6).

Le morphotype AB (F907, F404, F283) correspond également à une dent d'aspect robuste dont la face linguale est en forme d'arc de cercle (excepté pour le mâle F404). La face vestibulaire forme une légère échancrure à la jonction paraconide/protoconide. Ce dernier comporte un renflement qui part en ligne droite jusqu'au talonide. Le talonide est large, rectangulaire, légèrement plus court sur la face linguale et comporte un creux en partie distale (Fig. 6).

L'analyse odontométrique confirme les résultats préliminaires de la morphologie puisque l'étude du rapport DMD/DVL de la m1 remplace la collection dans la lignée évolutive des belettes (Fig. 5 ; Tableau 4).

L'échantillon des m1 est assez conséquent pour discuter la variabilité intraspécifique entre des populations originaires de zones géographiques différentes. Pour la période du Pléistocène inférieur, la moyenne de la longueur des m1 de Montoussé 5

se rapproche de celle des *M. praenivalis* du site de Deutsch-Altenburg 2 (Tableau 4). L'échantillon de Montoussé 5 montre une grande variabilité avec une valeur minimale très faible (Min. = 3,31 mm). Sa valeur maximale (Max. = 4,91 mm) est également plus grande que celle de *M. praenivalis* (Max. = 4,76 mm), sans pour autant atteindre les valeurs hautes des hermines (Max. = 5,27 mm in *M. palerminea*).

Pour le Pléistocène moyen, les comparaisons ont été réalisées à partir de différents échantillons. Montoussé 5 a une longueur moyenne inférieure à celle d'Orgnac 3 (Tableau 4), même si sa valeur maximale lui est supérieure (Max. = 4,8 mm). Les belettes de La Fage montrent une moyenne inférieure, tout comme celles de Montoussé 3 (Tableau 4).

Pour le Pléistocène supérieur, la taille moyenne des m1 des belettes, sans distinction de sexe (Tableau 4), est inférieure à celle de Montoussé 5, excepté pour le site du Coulet-des-Roches. L'échantillon de Bisnik est très inférieur, ce qui peut s'expliquer par sa petite taille (n = 3) et la présence de deux femelles. Enfin, le site de Gerde, dans les Hautes-Pyrénées comporte également des individus ayant une taille moyenne plus faible que Montoussé 5 (Tableau 4).

Deuxièmes molaires inférieures

Matériel. Une m2 gauche isolée (F913) et une m2 gauche incluse sur mandibule (F404), une m2 droite incluse sur mandibule (F903).

La collection de Montoussé 5 compte trois m2. Elles sont de forme arrondie et relativement plate. Celle de l'hermine s'inscrit dans un cercle large qui s'aplatit sur les faces latérales, tandis que la belette a une dent plus étroite (Fig. 7D). L'échantillon de Montoussé 5 se rattache à la description de *M. nivalis*.

Deux morphotypes ont été identifiés à partir des schémas de Rabeder (1976). Le morphotype A (F903), correspondant à un mâle, est de taille importante et de forme ronde (Fig. 6). Le morphotype B (F104, F913) correspond aux femelles dont la dent est plus petite et plus anguleuse (Fig. 6).

Les individus de Montoussé 5 rentrent dans le champ de variation de *M. praenivalis* et *M. nivalis* (Tableau 5).

Canines supérieures

Matériel. Deux canines supérieures gauches isolées (F929, F931), une canine supérieure droite isolée (F930).

La collection de Montoussé 5 comporte trois canines supérieures ayant conservé leur racine (*Dext* : F930 – *Sin* : F929, F931). Les canines supérieures ont une courbure nettement moins marquée que les canines inférieures, tout comme le renflement en partie occlusale. Suite à l'observation des individus de comparaison nous pouvons constater que la belette a une couronne moins longue. Le renflement en face occlusale est également plus marqué que chez l'hermine (Fig. 7E). Les canines de Montoussé 5 peuvent donc être rattachées à l'espèce *M. nivalis* sur la base de ces observations.

La longueur des canines rentre dans le champ de variation des belettes (Tableau 6).

Troisième prémolaire supérieure

Matériel. Une P3 gauche isolée (F916).

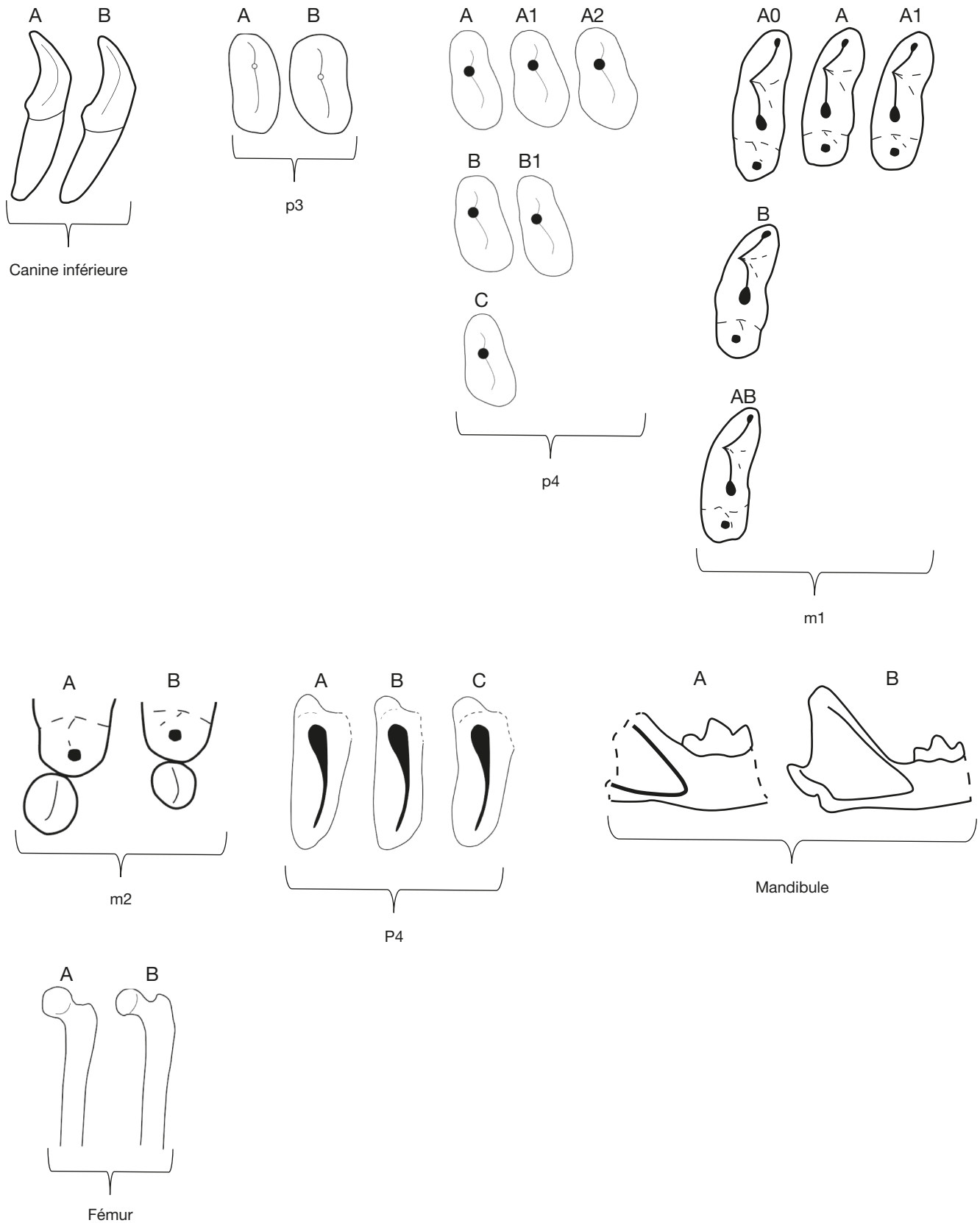


FIG. 6. — Schéma des morphotypes dentaires (canine inférieure, p3, p4, m1, m2 et P4) et osseux (mandibule et fémur) reconnues sur la collection de Montoussé 5. Abréviations : **A**, **B**, **C**, morphotypes principaux identifiés pour les restes dentaires et postcrâniens de Montoussé 5.



FIG. 7. — Restes dentaires de *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) de Montoussé 5 : **A**, i2 gauche (F914) ; **B**, canine inférieure gauche (F927) ; **C**, p4 droite (F915) ; **D**, m2 droite (F913) ; **E**, canine supérieure droite (F930) ; **F**, P3 gauche (F916) ; **G**, P4 droite (F918) ; **H-J**, carnassières inférieures ; droites : **H**, F911 ; **I**, F912 ; gauche : **J**, F910. Échelle : 25 mm. Photos de Camille Thabard.

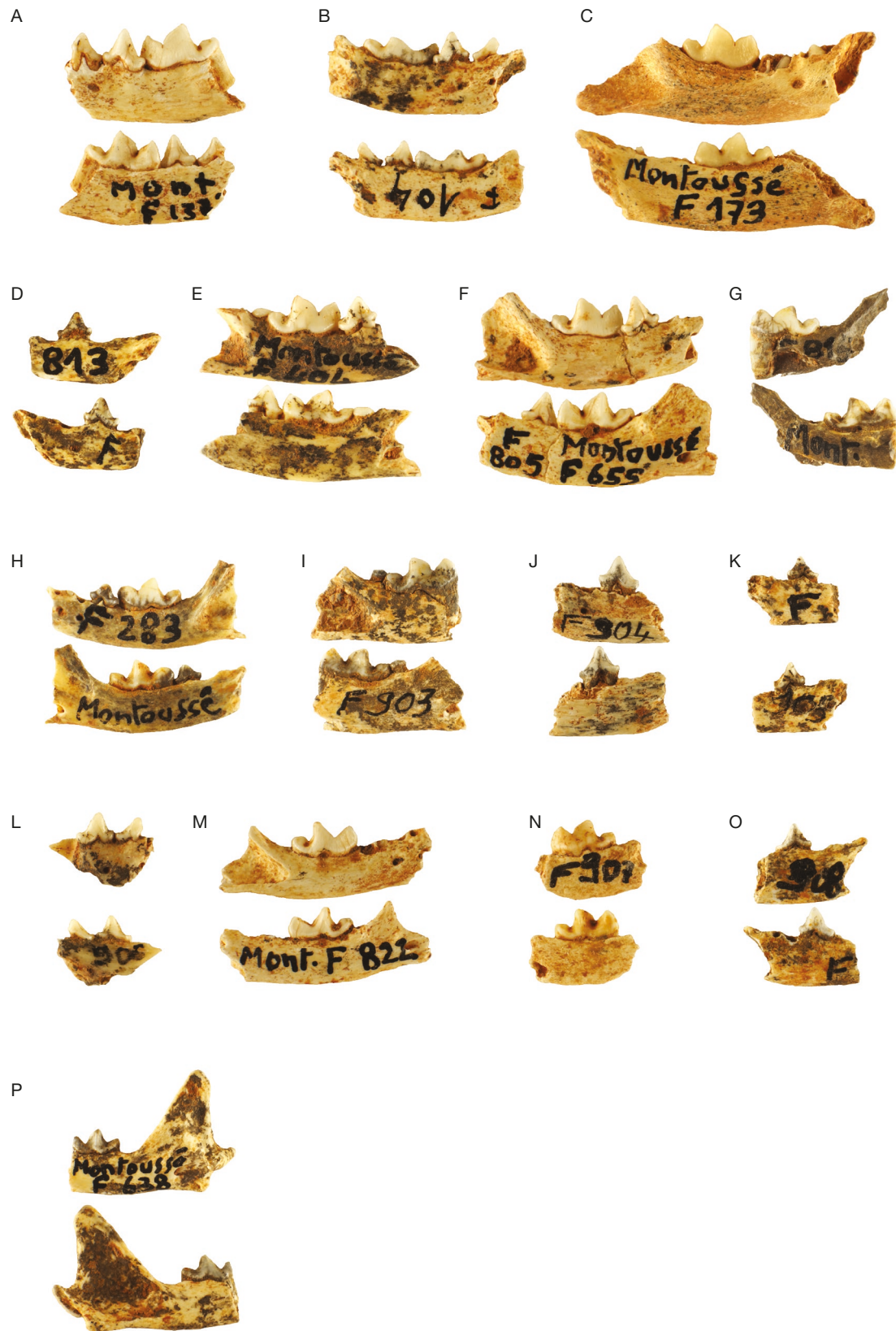


FIG. 8. — Restes mandibulaires de *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766) de Montoussé 5 : A-O, mandibules gauches : A, F138 ; G, F815 ; H, F283 ; J, F904 ; K, F905 ; N, F907 ; O, F908 ; mandibules droites : B, F104 ; C, F173 ; D, F813 ; E, F404 ; F, F805+F655 ; I, F903 ; L, F906 ; M, F822 ; P, F638. Échelle : 1 cm. Photos de Camille Thabard.

TABLEAU 5. — Odontométrie comparée des jugales inférieures de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual; **Moy.**, moyenne; **i**, incisive inférieure; **m**, molaire inférieure; **p**, prémolaire inférieure; **SD**, écart-type.

	i2		Canine inférieure			p3			p4			m1			m2		
Espèce	n°	DVL Moy.	n°	DVL Moy.	SD	n°	DMD Moy.	SD	n°	DMD Moy.	SD	n°	DMD Moy.	SD	n°	DMD Moy.	SD
Montoussé	1	1,27	4	1,53	0,26	3	1,76	0,07	11	2,25	0,29	14	4,24	0,45	5	1,12	0,21
<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766 actuel	2	1,11	6	2,37	0,83	8	2,41	0,79	6	2,19	0,23	74	4,17	0,59	5	1,04	0,35
<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758 actuel	2	0,89	–	–	–	7	2,20	0,72	5	3,6	1,14	140	5,23	0,62	3	1,12	0,06
<i>M. nivalis</i> fossile	–	–	22	2,01	0,66	19	2,18	0,75	31	2,18	0,27	109	4,24	0,5	17	0,87	0,17
<i>M. erminea</i> fossile	–	–	5	1,78	0,34	–	–	–	15	2,83	0,25	21	5,38	0,42	2	1,25	0,07
<i>M. praenivalis</i> Kormos, 1934	–	–	–	–	–	8	2,19	0,74	8	2,28	0,14	8	4,35	0,29	5	1,24	0,25
<i>M. palerminea</i> Pétenyi, 1864	–	–	4	1,88	0,45	8	2,19	0,73	11	2,78	0,22	13	4,98	0,63	6	1,29	0,3

TABLEAU 6. — Odontométrie comparée des jugales supérieures de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual; **Moy.**, moyenne; **P**, prémolaire supérieure; **SD**, écart-type.

	Canine supérieure			P3			P4		
Espèce	n°	DVL Moy.	SD	n°	DMD Moy.	SD	n°	DMD Moy.	SD
Montoussé	3	1,36	0,24	1	1,83	–	8	3,84	0,49
<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766 actuel	6	2,9	1,17	6	1,94	0,44	9	3,85	0,62
<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758 actuel	4	3,13	1,33	3	1,88	0,54	5	4,95	0,07
<i>M. nivalis</i> fossile	28	2,55	1,1	8	2,09	0,28	19	4,12	0,68
<i>M. erminea</i> fossile	4	2,45	0,21	–	–	–	5	4,94	0,33
<i>M. praenivalis</i> Kormos, 1934	–	–	–	1	2,44	–	1	4,14	–
<i>M. palerminea</i> Pétenyi, 1864	–	–	–	4	2,69	0,35	7	4,97	0,42

TABLEAU 7. — Ostéométrie comparée des mandibules de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DT**, diamètre transverse; **Ht.**, hauteur; **L.**, longueur; **Moy.**, moyenne; **SD**, écart-type.

Espèce	Mandibule														
	n°	Ht. mandibulaire derrière m1	Moy.	SD	n°	L. molaires Moy.	SD	n°	L. jugales Moy.	SD	n°	DT derrière m1	Moy.	SD	
Montoussé 5	9	3,65		0,67	7	5,54		0,64	3	8,08		2,34	10	1,88	0,46
<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766 actuel	6	3,72		0,47	2	5,8		0,01		–		–	6	2,27	0,58
<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758 actuel	4	4,64		0,21	2	6,41		0,25	2	11,13		0,16	4	2,43	0,05
<i>M. nivalis</i> fossile	52	3,62		0,53	1	5,84		–	25	9,26		0,73	25	2,04	0,33
<i>M. erminea</i> fossile	8	3,97		0,86	7	6,04		0,77	7	10,22		2,54		–	–
<i>M. praenivalis</i> Kormos, 1934	1	3,25		–	–	–		–	–	–		–	1	1,55	–
<i>M. palerminea</i> Pétenyi, 1864	4	4,39		1,03	7	6		0,82	–	–		–	4	1,93	0,55

La P3 est fine et composée d'une unique cuspide haute et tranchante appelée protocone (Fig. 7F). La dent étant de petite taille avec sa partie antérieure peu développée (Rabeder 1976), elle a pu être rattachée à l'espèce *M. nivalis*.

D'un point de vue métrique les individus de Montoussé 5 s'intègrent au champ de variation de la lignée des belettes (Tableau 6).

Quatrième prémolaire supérieure

Matériel. Cinq P4 droites isolées (F918, F917, F920, F921, F919), trois P4 gauches isolées (F924, F923, F922).

La collection de Montoussé 5 ne comporte que deux P4 complètes (*Dext* : F918 – *Sin* : F924), le reste du matériel est sub-complet. La P4 est composée pour la partie mésiale du parastyle en face vestibulaire et du protocone en face linguale. La partie sécante correspond au trigone, constitué du paracone qui est haut, allongé, et dont la pointe est complètement déjetée vers la face linguale. La partie distale de la dent est composée du métacone, en forme de pointe et qui est plus bas que le paracone (Fig. 7G). Toute la collection de Montoussé 5 appartient à l'espèce *M. nivalis* car le parastyle n'est pas aussi développé que chez les hermines (Delpech 1973). De plus,

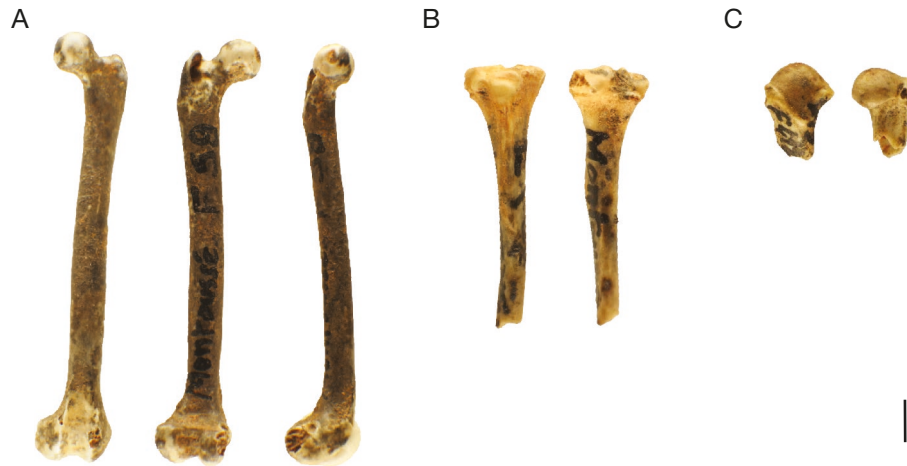


FIG. 9. — Restes postcrâniens de *Mustela nivalis* Linnaeus, 1776 de Montoussé 5 : **A**, fémur gauche (F59); **B**, tibia gauche (F409); **C**, humérus droit (F901). Échelle : 25 mm. Photos de Camille Thabard.

pour les deux dents entièrement conservées (F918 et F924) l'angle formé par le parastyle et le protocone est plus largement ouvert que chez *M. erminea* (Guérin & Patou-Mathis 1996).

Trois morphotypes ont été identifiés. Le morphotype A (F917, F918) correspond aux dents dont la face linguale est droite (Fig. 6). Le morphotype B (F923, F924) correspond aux dents dont la face linguale est droite avec le parastyle formant un petit renflement (Fig. 6). Enfin, le morphotype C (F920, F922, F921) correspond aux dents dont la face linguale forme une échancrure au niveau du paracone et dont le parastyle forme un renflement plus marqué (Fig. 6).

Les P4 de Montoussé 5 s'intègrent dans le champ de variation des belettes (Tableau 6).

Mandibules

Matériel. Quatre portions de branche horizontale de mandibules gauches portant p4 (F813, F904, F908, F905), trois portions de branche horizontale de mandibules droites portant m1 (F173, F638, F822), deux portions de branche horizontale de mandibules gauches portant m1 (F815, F907), une portion de branche horizontale de mandibule gauche portant p3, p4 (F906), une portion de branche horizontale de mandibule droite portant p4, m1 (F805 + F655), une portion de branche horizontale de mandibule gauche portant p4, m1 (F283), une portion de branche horizontale de mandibule droite portant m1, m2 (F903), une portion de branche horizontale de mandibule gauche portant p3, p4, m1 (F138), une portion de branche horizontale de mandibule droite portant p3, p4, m1 (F104), une portion de branche horizontale de mandibule droite portant p4, m1, m2 (F404).

La collection de Montoussé 5 compte 16 mandibules, dont aucune n'est conservée entièrement (Fig. 8A-P). La mandibule F638 est la seule qui conserve sa branche montante intacte (Fig. 8P). Cette dernière est haute et l'apophyse coronoïde est étroite et pointue. En face vestibulaire, la fosse massétérique se prolonge jusqu'à la limite de la m2/m1 et se termine en angle aigu. Sur la face linguale se trouve la fosse ptérygoïdienne. En vue dorsale, à l'arrière de la branche mandibulaire

TABEAU 8. — Ostéométrie comparée des humérus de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DTp**, diamètre antéro-postérieur distal; **SD**, écart-type.

Espèce	n°	DTp Moy.	SD
Montoussé	2	3,64	—
<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766 fossile	13	4,59	0,91
<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758 fossile	6	5,72	0,93

se trouve le processus condyloire qui est suivi du processus angulaire. En face vestibulaire ces deux processus forment une échancrure. La branche montante se courbe au niveau de la troisième prémolaire. Le corps de la mandibule comporte trois forams mentonniers sous les prémolaires en face vestibulaire et sa face linguale est lisse (Fig. 8B, C, F, H, M). Les mandibules de la collection ne sont représentées que par l'espèce *M. nivalis* en raison de l'angle aigu formé par la partie antérieure de la fosse massétérique (Kormos 1934; Guérin & Patou-Mathis 1996). Le reste des mandibules ne conservant pas de critères distinctifs ont été rattachées à *M. nivalis* grâce à la diagnose des dents. Deux morphotypes ont été identifiés. Le morphotype A (F805 + F655, F404, F903; F822, F283) correspond aux mandibules dont la fosse massétérique est fortement marquée et dont la partie antérieure se termine sous la m1 par un angle aigu et arrondi à sa pointe (Fig. 6).

Le morphotype B (F683, F173) correspond aux mandibules dont la fosse massétérique est moins profondément marquée et dont la partie antérieure se termine sous la m2 par un angle moins arrondi (Fig. 6).

Concernant le rapport entre la hauteur mandibulaire derrière la m1 et la longueur des molaires, Montoussé 5 s'intègre autant au champ de variation des belettes que celui des hermines qui sont très similaires (Tableau 7). Néanmoins, la distribution de l'échantillon compte beaucoup plus de valeurs basses que les hermines. Quant au rapport entre la hauteur mandibulaire derrière m1 et la longueur des dents jugales, Montoussé 5 semble s'intégrer aux valeurs des belettes (Tableau 7). Enfin, le rapport entre le diamètre transverse derrière la m1 et la

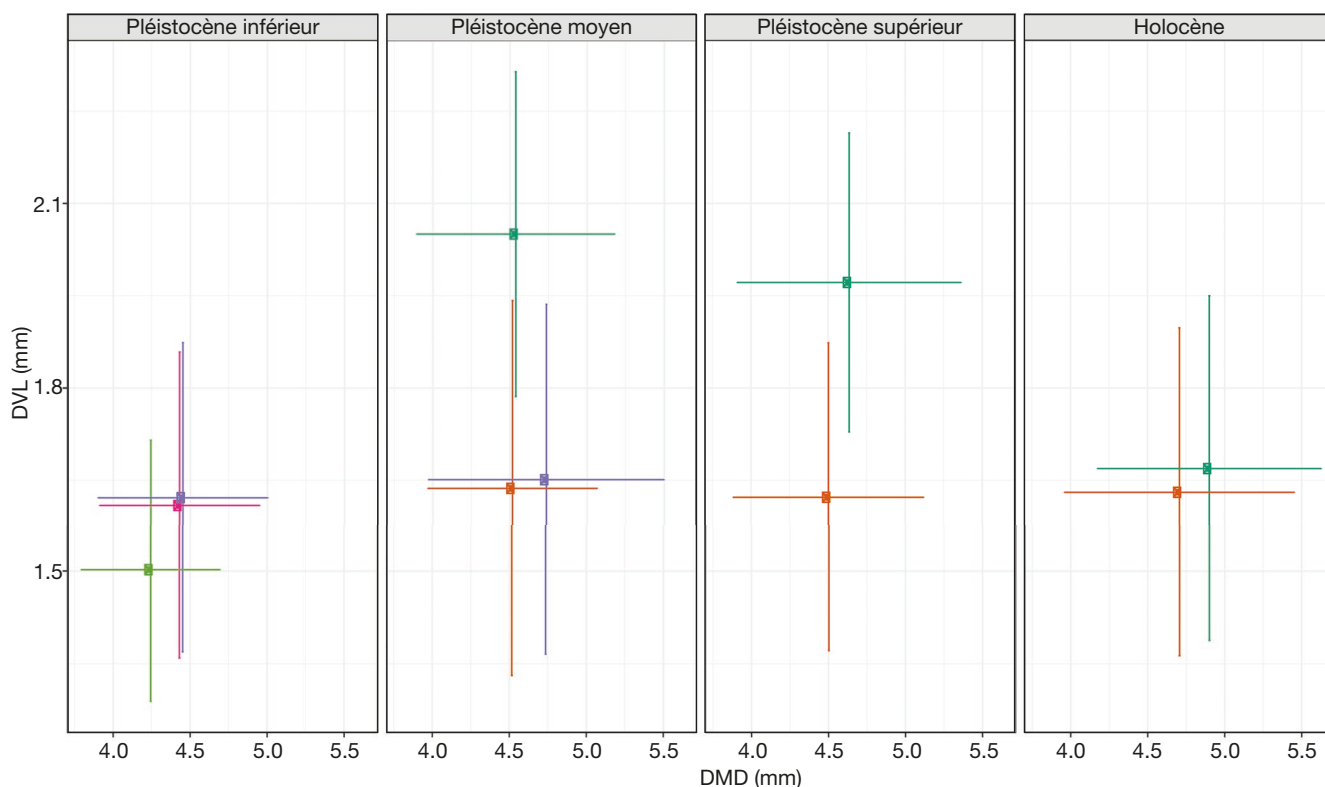


FIG. 10. — Projection de la moyenne et de l'écart-type du DMD et du DVL des m1 de Montoussé 5 pour les périodes du Pléistocène inférieur, moyen, supérieur et de l'Holocène. Espèces : **orange**, *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766; **rose**, *Mustela praeivalis* Kormos, 1934; **vert clair**, échantillon de Montoussé; **violet**, *Mustela erminea* Linnaeus, 1758; **violet**, *Mustela palerminea* Pétenyi, 1864. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

hauteur mandibulaire derrière m1 indique que Montoussé 5 s'intègre autant au champ de variation des belettes que des hermines (Tableau 7).

Humérus

Matériel. Deux fragments proximaux d'humérus droits (F901, F412).

La collection de Montoussé 5 compte deux fragments proximaux droits d'humérus : F412 qui est conservé intégralement (Fig. 9C), et F901 qui ne comporte plus que sa partie postérieure. L'extrémité proximale de l'humérus est composée du tubercule majeur déjeté sur le côté, formant une excroissance sur la face latérale. Le tubercule mineur est très réduit et ne se distingue pas en vue antérieure. En vue postérieure, il forme une petite tubérosité qui est presque fusionnée au tubercule majeur. En vue latérale, la tête de l'humérus est dégagée de la diaphyse et forme un crochet prononcé sur la face postérieure. Toujours en vue latérale, la diaphyse se courbe à la base de la tête articulaire sur sa face antérieure (Fig. 9C). La diaphyse est fine.

L'individu F412 s'intègre au champ de variation des belettes. La partie proximale de l'humérus est celle qui montre le moins de recouvrements entre les belettes et les hermines (Tableau 8).

Fémurs

Matériel. Un fémur gauche complet (F59), un fragment proximal de fémur gauche (F405), un fragment distal de fémur gauche (F406).

La collection de Montoussé 5 compte un fémur gauche parfaitement conservé (F59) aux côtés de deux épiphyses gauches partiellement conservées. Le fémur a un aspect gracile. L'extrémité proximale comporte une tête fémorale bien dégagée et ronde. Le grand trochanter est peu développé et le col du fémur forme un angle ouvert (Fig. 9A). Deux morphotypes sont isolés à partir de la face antérieure des extrémités proximales. L'extrémité distale comporte une gouttière peu marquée sur sa face antérieure. En face postérieure, la gorge de la trochlée est large et peu profonde. La diaphyse est relativement droite.

Le morphotype A correspond au fémur F59, dont la tête fémorale, de forme arrondie, est dirigée vers le haut formant un angle ouvert avec la diaphyse, et dont le grand trochanter est très peu développé (Fig. 6). Le morphotype B correspond au fémur F405, dont la tête fémorale est moins ronde et dirigée à la verticale, formant un angle fermé avec la diaphyse (Fig. 6).

Pour toutes les parties du fémur, les valeurs de Montoussé 5 sont inférieures à celles des hermines, bien que le champ de recouvrement entre les belettes et *M. erminea* soit important (Tableau 9). Le fémur complet mesure 25,3 mm et se trouve dans les valeurs hautes de la variation des belettes.

Tibias

Matériel. Un fragment distal de tibia droit (F286), un fragment proximal de tibia droit (F410), un fragment distal de tibia gauche (F409).

La collection de Montoussé 5 compte trois tibias. L'individu F286 correspond à une extrémité distale droite complète avec

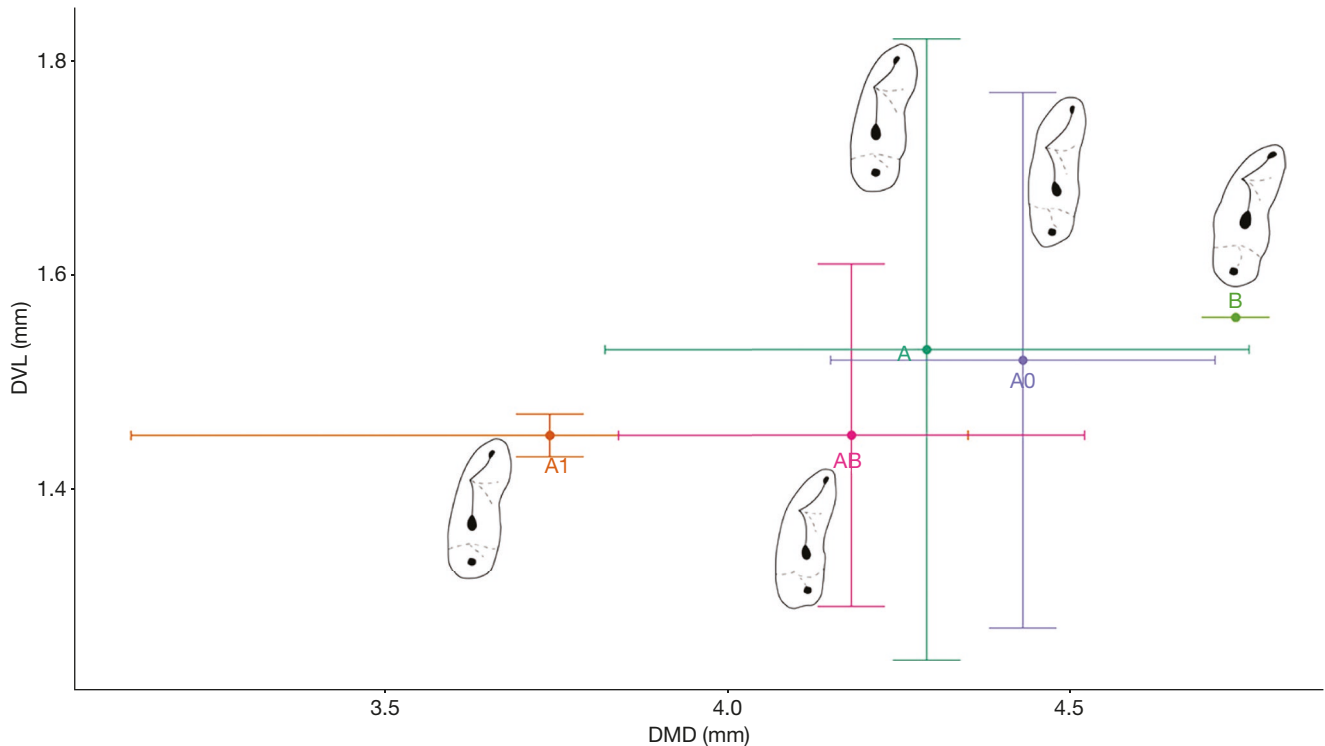


FIG. 11. — Projection de la moyenne et de l'écart type du DMD et du DVL des m1 de Montoussé 5 illustrant la variabilité métrique en fonction des morphotypes. Abréviations : **A**, **A0**, **AB**, **A1**, **B**, morphotypes identifiés pour les carnassières inférieures.

TABLEAU 9. — Ostéométrie comparée des fémurs de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DAPd**, diamètre antéro-postérieur distal; **DAPp**, diamètre antéro-postérieur proximal; **DTd**, diamètre transverse distal; **Moy.**, moyenne; **SD**, écart-type.

Espèce	n°	DTp Moy.	SD	n°	DAPp Moy.	SD	n°	DT diaphyse Moy.	SD	n°	DAP diaphyse Moy.	SD	n°	DTd Moy.	SD	n°	DAPd Moy.	SD
Montoussé	2	2,565	—	2	4,98	—	2	1,92	—	2	1,79	—	2	4,1	—	2	3,76	—
<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766 fossile	8	2,54	0,39	8	4,73	0,94	9	1,9	0,47	9	1,76	0,37	8	4,4	0,6	8	3,72	0,45
<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758 fossile	6	3,1	1,53	6	5,96	3,06	6	2,5	1,15	4	2,36	0,91	6	5,58	2,6	6	4,71	1,79

TABLEAU 10. — Ostéométrie comparée des tibias de petits mustélidés (mesures en mm). Abréviations : **DAP**, diamètre antéro-postérieur; **DAPp**, diamètre antéro-postérieur proximal; **DTp**, diamètre antéro-postérieur distal; **Moy.**, moyenne; **SD**, écart-type.

Espèce	n°	DTp Moy.	SD	n°	DAPp Moy.	SD	n°	DT diaphyse Moy.	SD	n°	DAP diaphyse Moy.	SD
Montoussé	2	4,31	—	2	3,85	—	2	1,36	—	2	1,97	—
<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766 fossile	13	4,21	0,55	13	3,64	0,59	15	1,34	0,31	15	1,58	0,29
<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758 fossile	5	6,1	2,82	5	5,22	2,3	5	2,14	0,94	5	2,5	1,24

une partie de la diaphyse conservée. Le tibia F409 comprend une extrémité proximale gauche complète avec une partie de la diaphyse également conservée. Enfin, le tibia droit F410 est représenté par une extrémité proximale complète. La partie

proximale du tibia a une section générale triangulaire. Le condyle médial et le condyle latéral sont au même niveau. L'aire intercondylienne centrale est très peu développée alors que la tubérosité tibiale est marquée (Fig. 9B). La diaphyse est légère-

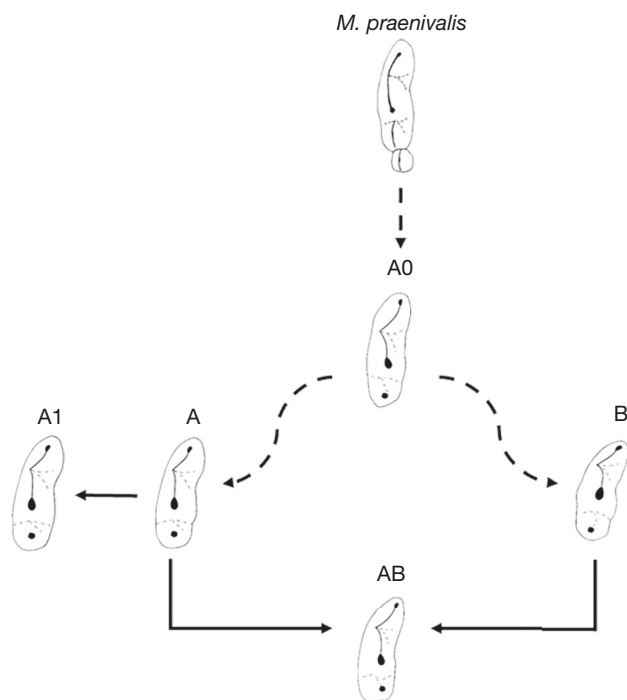


FIG. 12. — Phylogénie supposée des morphotypes des m1. *Mustela praenivalis* Kormos, 1934 (modifiée d'après Rabeder 1976 : 16, fig. 5). Abréviations : A, A0, AB, A1, B, morphotypes identifiés pour les carnassières inférieures.

ment arquée en partie proximale puis droite en partie centrale et distale. La crête tibiale est peu prononcée. L'extrémité distale comporte une malléole médiale étroite et longue, formant un angle droit avec la malléole latérale.

La collection de Montoussé s'insère dans le champ de variation des belettes (Tableau 10).

Les résultats de l'étude ostéométrique replacent l'échantillon de Montoussé 5 dans les ordres de grandeur de la lignée *M. nivalis* – *M. praenivalis*, bien que sa dispersion, et donc son champ de recouvrement avec les valeurs basses des hermines, ne permette pas une diagnose catégorique. L'étude morphologique confirme son rattachement à *M. nivalis* en raison de la présence de caractères modernes. La collection de Montoussé 5 présente un ensemble relativement homogène résultant d'une seule population, bien qu'une importante variabilité soit constatée tant au niveau de la métrique que de la morphologie avec l'identification des morphotypes.

DISCUSSION

Les comparaisons entre les différentes populations de belettes nous amènent à questionner la variabilité intraspécifique inter-populationnelle et le lien de corrélation entre climat et taille au cours du temps. Il est admis que les petits mustélidés suivent une loi anti-Bergmann (Erlinge 1987 ; Abramov & Baryshnikov 1999) et cette dernière sert de référentiel aux variations de taille des populations au cours du Pléistocène, en fonction des cycles glaciaires, pendant lesquels la taille diminue, et interglaciaires, pendant lesquels elle augmente (Marciszak & Socha 2014).

Cette règle écologique permet de généraliser une tendance et prédire l'occurrence d'un phénomène particulier si certaines conditions sont remplies (Knapp *et al.* 2004). Toutefois, bien qu'elle mette en lumière des tendances observables sur les populations actuelles, elle n'explique pas les phénomènes sous-jacents et compte de nombreuses exceptions (Watt *et al.* 2010). Son utilisation comme aide à l'interprétation de la variation de taille des populations a été une étape importante de la recherche, mais doit être largement nuancée car elle ne reflète que l'adaptation des espèces aux biotopes où elles vivent. Pour la période du Pléistocène inférieur, Montoussé 5, qui est au Sud-Ouest de l'Europe, a des valeurs inférieures aux *M. praenivalis* de Deutsch-Altenburg 2, en dépit de leur position géographique plus septentrionale et davantage soumise à un climat continental. Ainsi aucune corrélation entre la taille et le climat suivant une loi anti-Bergmann n'est observée. De la même manière, la réduction de taille prédite par la loi anti-Bergmann au cours du Pléistocène moyen puis supérieur, en raison du refroidissement climatique, n'est pas constatée sur le site du Coulet-des-Roches. Le rassemblement de l'ensemble des chrono-populations à l'intérieur du même échantillon (OIS2, dernier maximum glaciaire et Tardiglaciaire) lisse la variation de la taille en fonction du climat. En effet, dès lors que les comparaisons ne prennent pas en compte les mêmes écotypes issus d'une même phase chrono-climatique, les comparaisons intègrent des biais qui lissent les schémas d'évolution de la taille. De fait, la variabilité métrique que l'on observe chez les populations actuelles à travers l'Europe s'applique aux populations fossiles, comme l'illustre l'écotype *M. nivalis kudarensis* Baryshnikov, 2009. Cette sous-espèce a été identifiée car elle est de taille plus importante, et la carnassière inférieure comporte un talonide plus long que chez la sous-espèce actuelle *M. nivalis caucasica* Barrett-Hamilton, 1900 qui a la même aire de répartition (Baryshnikov 2009). Les populations se répartissent donc selon une imbrication d'environnements différents, donnant lieu à une déclinaison de variations phénotypiques. Il ne faut toutefois pas invalider la corrélation d'une tendance à la diminution de la taille lors des phases froides. Une réduction de la taille est constatée au cours du Pléistocène moyen et peut être mise en lien avec l'intensification des cycles glaciaires : les individus d'Ornac 3 et La Fage ont des valeurs moyennes inférieures (Huguéney 1975 ; Clot 1980 ; Bourgeois 2018). Il est aussi intéressant de constater une diminution de la taille moyenne sur le site même de Montoussé, avec les individus de Montoussé 3. L'échantillon qui ne suit pas ce schéma est celui de Kudaro 1 et 3, or la péninsule balkanique semble avoir été une zone refuge lors des périodes glaciaires avec un climat à tendance tempérée (Baryshnikov 2009). Cette réduction de la taille semble également s'opérer pour les échantillons du Pléistocène supérieur, puisque la taille moyenne des individus de Gerde et de Bisnik est inférieure (Bonifay 1971 ; Marciszak & Socha 2014). Ce qui est d'autant plus significatif pour le site de Gerde, dans les Hautes-Pyrénées, pour lequel le biais d'une différence environnementale peut être éliminé. Expliquer les variations métriques au cours des différentes phases du Pléistocène par le biais de la loi anti-Bergmann est insuffisant.

À une échelle locale, ces petits mustélidés semblent être de bons indicateurs des variations climatiques mais le signal n'est plus efficient lorsque l'on compile les données issues de plusieurs sites (Fig. 4). Il est donc exclu d'expliquer l'évolution de la taille des populations en utilisant uniquement la loi anti-Bergmann. Il ne faut pas réduire les variations de taille aux contraintes climatiques en omettant les interactions biotiques, telles que la compétition inter et intraspécifique, ou encore des contraintes physiologiques comme celles décrites par Čanádý (2016).

Enfin, à la variabilité intraspécifique interpopulationnelle s'ajoute la variabilité intraspécifique individuelle, notamment avec le dimorphisme sexuel qui est très marqué chez les petits mustélidés (Hugueney 1975) et qui est donc un facteur important de cette variabilité. L'identification de morphotypes au sein de la collection de Montoussé 5 a permis de mettre en évidence ce phénomène. L'ensemble des morphotypes rattachés à un sexe (canine inférieure, m1, m2 et P3) provient des identifications et schémas de Rabeder (1976). Les autres morphotypes (p3, p4, P4, mandibule et fémur) ne sont pas déterminés en raison de l'absence d'un corpus de comparaison sexé suffisamment conséquent et par manque de données de comparaisons dans la littérature. Les morphotypes identifiés à Montoussé 5 mériteraient d'être confrontés à d'autres, mais il n'existe pas de données de comparaison en dehors de la publication de Rabeder (1976). Toutefois, des hypothèses morpho-fonctionnelle et morpho-dynamique sur la carnassière inférieure permettraient d'éviter le biais d'une variation individuelle. Effectivement, une corrélation entre la taille corporelle et l'élargissement du protoconide de la m1 est supposée. Les morphotypes correspondant aux dents dont la taille moyenne est importante possèdent un renflement marqué à la base du protoconide en partie linguale et un autre plus léger sur la face vestibulaire; tandis que les morphotypes correspondant aux dents de taille moyenne inférieure ne présentent plus de renflement à la base du protoconide (Fig. 11). Cette corrélation entre taille corporelle et élargissement à la base du protoconide pourrait être mise en lien avec la taille des proies chassées puisqu'il s'agit de la plus grande des deux cuspidés du trigonide correspondant à la partie sécante de la dent.

Les morphotypes ont également permis de distinguer une probable évolution de la forme de la carnassière inférieure au cours du temps. On constate la persistance de caractères plésiomorphes pour le morphotype A0 avec une dent allongée de type gracile. Il pourrait s'agir d'une forme intermédiaire entre une forme antérieure (*M. praenivalis* ou tout autre écotype ancestral) et la forme actuelle *M. nivalis* (Fig. 12).

L'importante variabilité de la collection de Montoussé 5, ajoutée à l'absence de *M. praenivalis* et la présence de morphotypes aux caractères modernes pour la période du Pléistocène inférieur, amènent à remettre en question la valeur spécifique de *M. praenivalis*. La diagnose faite pour cette dernière sur les sites d'Europe centrale (Deutsch-Altenburg 2, Villany, Beremend, Schernfeld, Erpfingen, Sackdilling) ne semble pas valable pour l'Europe entière et aurait donc une valeur d'écotype (ou sous-espèce) à l'image de *M. nivalis kudarensis*. Néanmoins, en

l'absence d'un corpus de comparaison suffisant, cette hypothèse demande à être confirmée par une analyse plus fine de la morphologie et de la variabilité intraspécifique de l'espèce.

La présence du morphotype A0 de Montoussé 5 tend à indiquer une période de transition où les deux états évolutifs ont cohabité, donnant lieu à une forme intermédiaire comportant des caractères plésiomorphes. L'application d'écotypes aux formes anciennes permet d'envisager que l'évolution phylogénétique des lignées ne se soit pas faite de manière synchrone à l'échelle de l'Europe, avec la persistance des formes anciennes dans certaines zones et leur disparition précoce dans d'autres, ce qui semble être le cas pour Montoussé 5.

CONCLUSION

L'étude de la série paléontologique de Montoussé 5 a permis de reconnaître la présence de *M. nivalis* au sein d'un ensemble du Pléistocène inférieur. La taille moyenne des individus correspond au groupe des belettes de taille moyenne *Mustela nivalis-vulgaris*. Une importante variabilité, métrique comme morphologique, a été identifiée. Replacer la collection de Montoussé 5 dans un contexte chronoclimatique grâce aux comparaisons permet de remettre en question la valeur spécifique de *M. praenivalis*. Le fait de ne pas attribuer la collection de Montoussé 5 à la forme fossile ne nie pas l'existence de cette dernière, qui a, par ailleurs, été décrite avec des caractères morphologiques précis (Kormos 1934; Stach 1959; Rabeder 1976), mais permet de discuter sa valeur spécifique et d'envisager une valeur écotypique.

Remerciements

Nous adressons nos remerciements à l'équipe du Muséum d'histoire naturelle de Toulouse pour leur accueil. En premier lieu, nous remercions Francis Duranthon, conservateur en chef et directeur des musées de Toulouse. Nous remercions aussi Guillaume Fleury, gestionnaire des collections de préhistoire et d'anthropologie; Boris Presseq, gestionnaire des collections de botanique; et Henri Cap, gestionnaire des collections de zoologie. Enfin, nous remercions l'éditeur associé, Lorenzo Rook, ainsi qu'Alain Argant et un rapporteur anonyme, pour l'ensemble de leurs commentaires constructifs qui ont permis d'améliorer significativement notre manuscrit.

REFERENCES

- ABRAMOV A. V. & BARYSHNIKOV G. F. 1999. — Geographic variation and intraspecific taxonomy of weasel *Mustela nivalis* (Carnivora, Mustelidae). *Zoosystematica Rossica* 8 (2): 365-402.
- ALIMEN H. 1964. — Le Quaternaire des Pyrénées de la Bigorre. *Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique de la France*, 394 p.
- AULAGNIER S., HAFFNER P., MITCHELL-JONES A. J., MOUTOU F. & ZIMA J. 2008. — *Mammifères d'Europe, d'Afrique du Nord et du Moyen-Orient*. Delachaux & Niestlé (coll. Les Guides du Naturaliste), Paris, 320 p.

- BARYSHNIKOV G. F. 2009. — Pleistocene Mustelidae (Carnivora) from Paleolithic site in Kudaro Caves in the Caucasus. *Russian Journal of Theriology* 8 (2): 75-95.
- BARYSHNIKOV G. F. & ALEKSEVA E. V. 2017. — Late Pleistocene and Holocene *Mustela* remains (Carnivora, Mustelidae) from Bliznets Cave in the Russian Far East. *Russian Journal of Theriology* 16 (1): 1-14. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.16.1.01>
- BONIFAY M. 1971. — Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. Muséum national d'Histoire naturelle (coll. Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 21 (2)), Paris: 43-377.
- BOURGEOIS G. 2018. — *Les mustélidés (carnivora) du Pléistocène du sud de la France : Approche paléontologique, biométrique et de morphométrie géométrique des genres Gulo, Martes, Mustela et Meles*. Thèse de doctorat, Université de Perpignan Via Domitia, Perpignan, 371.
- ČANÁDY A. 2016. — Morphometry of weasels from Sweden, deposited as *Mustela minuta* (Pomel, 1853) in Saris Museum Bardejov, Slovakia. *Zoology and Ecology* 26 (4): 253-255. <https://doi.org/10.1080/21658005.2016.1204722>
- CLOT A. 1975. — II. — Les dépôts ossifères de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du quaternaire* 12 (3-4): 205-206.
- CLOT A. 1980. — *La grotte de la Carrière, Gerde (Htes-Pyrénées) : paléontologie des carnivores*. Université Paul Sabatier, Toulouse, 263 p.
- CLOT A. & DURANTON F. 1990. — *Carnivores : les Mustélidés, Les mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Exposition, Muséum d'histoire naturelle de Toulouse: 104-112.
- CLOT A., CHALINE J., JAMMOT D., MOURER-CHAUVIRE C. & RAGE J.-C. 1976a. — Les poches ossifères du Pléistocène moyen et inférieur de Montoussé (Hautes-Pyrénées). *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 112: 146-161.
- CLOT A., CHALINE J., HEINTZ E., JAMMOT D., MOURER-CHAUVIRE C. & RAGE J.-C. 1976b. — Montoussé 5 (Hautes-Pyrénées), un nouveau remplissage de fissure à faune de vertébrés du Pléistocène inférieur. *Géobios* 9 (4): 511-514. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(76\)80007-1](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(76)80007-1)
- CLOT A. & MARSAN G. 1986. — La grotte du cap de La Bielle à Nestier (Hautes-Pyrénées). Fouilles M. Debeaux, 1960. *Gallia Préhistoire* 29 (1): 63-141.
- CRÉGUT-BONNOURE 1996. — V. Famille des Mustelidae, in GUÉRIN C. & PATOU-MATHIS M. (dirs), *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris:180-195.
- CRÉGUT-BONNOURE E., BOULBES N., DESCLAUX E. & MARCISZAK A. 2018. — New insights into the LGM and LG in Southern France (Vaucluse) : the Mustelids, Micromammals and Horses from Coulet des Roches. *Quaternary* 1 (3): 1-47. <https://doi.org/10.3390/quat1030019>
- CROITOR R. & BRUGAL J.-P. 2010. — Ecological and evolutionary dynamics of the carnivore community in Europe during the last 3 million years. *Quaternary International* 212 (2): 98-108. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.06.001>
- DAJOZ R. 2006. — *Précis d'écologie*. Dunod, Paris, 640 p.
- DAYAN T. & TCHERNOV E. 1988. — On the first occurrence of the common weasel (*Mustela nivalis*) in the fossil record of Israel. *Mammalia* 52: 165-168.
- DELPECH F. 1973. — Présence de '*Mustela minuta*' Pomel (1853) (= '*Mustela rixosa*' Bangs, 1896) dans les couches aurignaco-périgordiennes du gisement du Roc-de-Combe (commune de Payrignac, Lot). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 1: 3-6.
- VON DEN DRIESCH A. 1976. — *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites as Developed by the Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin of the University of Munich*. Peabody Museum Bulletins, Harvard University Press, Cambridge (MA), 138 p.
- DUVERNOIS M. P. & GUÉRIN C. 1989. — Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du villafranchien supérieur d'Europe occidentale. *Geobios* 22 (3): 339-379. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(89\)80136-6](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(89)80136-6)
- ERLINGE S. 1987. — Why do European stoats *Mustela erminea* not follow Bergmann's rule? *Holarctic Ecology* 10 (1): 33-39.
- GARCIA N., ARSUAGA J.-L. & TORRES T. 1997. — The carnivore remains from the Sima de los Huesos Middle Pleistocene site (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution* 33 (1-2): 155-174. <https://doi.org/10.1006/jhev.1997.0154>
- GUÉRIN C. 1982. — Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios* 15 (4): 593-598. [https://doi.org/10.1016/S0016-6995\(82\)80076-4](https://doi.org/10.1016/S0016-6995(82)80076-4)
- GUÉRIN C. & PATOU-MATHIS M. 1996. — *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, 299 p.
- HARLÉ É. 1892. — Les brèches à ossements de Montoussé. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris* 3: 603-605.
- HELLER F. 1958. — Eine neue altkwartäre Wirbeltierfauna von Erpfingen (Schwäbische Alb). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 107 (1958): 1-102
- HILLSON S. 2005. — *Teeth (Cambridge Manuals in Archaeology)*. Cambridge University Press, Cambridge, 373 p.
- HUGUENEY M. 1975. — Les mustélidés (Mammalia, Carnivora) du gisement Pléistocène moyen de la Fage (Corrèze). *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon* 13 (1): 29-46. <https://doi.org/10.3406/mhnl.1975.1017>
- KING C. M. 1983. — *Mustela erminea*. *Mammalian Species* 195: 1-8. <https://doi.org/10.2307/3503967>
- KNAPP A. K., SMITH M. D., COLLINS S. L., ZAMBATIS N., PEEL M., WOJDAK E. J., HORNER-DEVINE M. C., BIGGS H., KRUGER J. & ANDELMAN S. 2004. — Generality in ecology: testing North American grassland rules in South African savannas. *Frontiers in Ecology and Environment* 2 (9): 483-491. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0483:GIETNA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0483:GIETNA]2.0.CO;2)
- KORMOS T. 1934. — Neue und wenig bekannte Musteliden aus dem ungarischen Oberpliozän. *Folia Zoologica Hydrobiologica* 5: 129-158.
- MARCISZAK A. 2012. — Faunal remains from Borsuka Cave – an example of local climate variability during Late Pleistocene in Southern Poland. *Acta zoologica cracoviensis* 55 (2): 131-155. https://doi.org/10.3409/azc.55_2.131
- MARCISZAK A. 2016. — The common weasel *Mustela nivalis* L., 1766 from Sarakenos Cave (Greece) and the difficulty to distinguish small mustelid species in the fossil record. *Acta Zoologica Cracoviensis* 59 (1): 25-35. https://doi.org/10.3409/azc.59_1.25
- MARCISZAK A. & SOCHA P. 2014. — Stoat *Mustela erminea* Linnaeus, 1758 and weasel *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 in palaeoecological analysis : a case study of Biśnik Cave. *Quaternary International* 339-340: 258-265. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.12.058>
- MARCISZAK A., LIPECKI G., GORNIG W. & WILCZYŃSKI J. 2017a. — Carnivores from the Borsuka Cave (southern Poland) as an example of changes in carnivore assemblages during MIS 2 and MIS 1. *Acta Zoologica Cracoviensis* 60 (2): 105-146. https://doi.org/10.3409/azc.60_2.105
- MARCISZAK A., LIPECKI G., WOJTAŁ P. & ZARZECKA-SZUBIŃSKA K. 2017b. — Mustelids (Carnivora, Mammalia) from the Ciemna Cave (southern Poland) as an example of Late Pleistocene small carnivore assemblage. *Acta Zoologica Cracoviensis* 60 (2): 15-34. https://doi.org/10.3409/azc.60_2.15
- MOIGNE A.-M., PALOMBO M. R., BELDA V., HERIECH-BRIKI D., KACIMI S., LACOMBAT F., LUMLEY M.-A. DE, MONTOUSSAMY J., RIVALS F., QUILES J. & TESTU A. 2006. — Les faunes de grands mammifères de la Caune de l'Arago (Tautavel) dans le cadre biochronologique des faunes du Pléistocène moyen italien.

- L'Anthropologie* 110: 788-831. <https://doi.org/10.1016/j.anthro.2006.10.011>
- R CORE TEAM 2019. — *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, Inc., Boston. Available at: <http://www.rstudio.com/>
- RABEDER G. 1976. — Die Carnivoren (Mammalia) aus dem Altpleistozän von Deutsch-Altenburg 2 M. *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients* 1: 5-119.
- STACH J. 1959. — One some Mustelinae from the Pliocene bone breccia of Weze. *Acta Palaeontologica polonica* 4 (2): 101-110.
- VALENSI P., CRÉGUT-BONNOURE E. & DEFLEUR A. 2012. — Archaeozoological data from the Mousterian level from Moula-Guercy (Ardèche, France) bearing cannibalised Neanderthal remains. *Quaternary International* 252: 48-55. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2011.07.028>
- WATT C., MITCHELL S. & SALEWSKI V. 2010. — Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos* 119 (1): 89-100. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17959.x>
- WICKHAM H. 2016. — *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York, 260 p.
- WICKHAM H., FRANCOIS R., HENRY L. & MÜLLER K. 2019a. — dplyr: A Grammar Of Data Manipulation. R package version 0.8.3. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- WHICKHAM H., HESTER J. & FRANCOIS R. 2019b. — Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software* 4 (43): 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- WISZNIOWSKA T. 1989. — Middle Pleistocene Carnivora (Mammalia) from Kozi Grzbiet in the Świętokrzyskie Mts, Poland. *Acta Zoologica Cracoviensia* 32 (14): 589-630.

*Soumis le 19 février 2021 ;
accepté le 1 juin 2021 ;
publié le 26 août 2022.*

ANNEXES

ANNEXE 1. — Mesures des mandibules. Abréviations : **DT**, diamètre transverse; **Ht.**, hauteur; **L.**, longueur; **M1**, première molaire supérieure; **P4**, quatrième molaire supérieure (carnassière supérieure).

N°	Morphotype	côté	L. P4 - M2	L. molaires	L. jugales	Ht. processus		Ht. mandibule derrière M1	Ht. mandibule à P4 – M1	DT arrière M1
						angulaire – coronoïde	DT condyle articulaire			
F 638	B	droite	–	–	–	8,51	4,11	3,02	–	1,32
F 104	–	droite	7,61	5,66	9,99	–	–	3,51	3,31	2,04
F 173	B	droite	–	6,7	–	–	–	4,76	4,5	2,99
F 655	A	droite	8	5,69	–	–	–	4,64	3,55	1,9
F 822	A	droite	–	5	–	–	–	3,49	3,05	1,7
F 404	A	droite	7,77	5,68	–	–	–	3,83	3,65	2,12
F 903	A	droite	–	–	5,48	–	–	3,57	–	1,86
F 283	A	gauche	6,2	4,67	8,79	–	–	3,25	2,75	–
F 138	–	gauche	–	–	–	–	–	–	3,5	1,72
F 815	–	gauche	–	5,38	–	–	–	2,79	–	1,68
F 907	–	gauche	–	–	–	–	–	–	–	1,45

ANNEXE 2. — Mesures de l'incisive. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

N°	Dent	Côté	DVL	DMD
F 914	I2	gauche	1,27	1,01

ANNEXE 3. — Mesures des canines inférieures. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual; **Ht.**, hauteur.

N°	Morphotype	Sexe	Côté	DVL	DMD	Ht. couronne	Ht. totale
F 927	A	femelle	gauche	1,52	1,53	4,15	8,07
F 926	B	mâle	droit	1,32	1,34	3,23	–
F 928	A	femelle	droit	1,89	1,25	4,64	8,64
F 925	–	–	droit	1,36	1,13	3,69	–

ANNEXE 4. — Mesures des p3. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

N°	Morphotype	Côté	DVL	DMD
F 138	B	–	1,04	1,82
F 104	A	–	0,89	1,68
F 906	A	–	1,09	1,77

ANNEXE 5. — Mesure des p4. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

N°	Morphotype	Côté	DVL	DMD
F 813	B1	gauche	0,87	2,19
F 138	A	gauche	1,28	2,51
F 283	A1	gauche	0,87	1,71
F 908	B	gauche	1,02	2,13
F 404	A1	droit	1,2	2,46
F 655	A	droit	1,04	2,61
F 104	A2	droit	1,13	2,13
F 905	C	droit	0,81	1,99
F 906	B	droit	1,18	2
F904	C	gauche	1,05	2,5
F 915	B	gauche	1,26	2,55

ANNEXE 6. — Mesures des m1. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal ; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual ; **Ht**, hauteur ; **Max.**, maximum.

N°	Morphotype	Sexe	Côté	DVL	DMD Max.	DMD trigonide	DMD talonide	Ht. couronne
F 138	B	mâle	gauche	1,56	4,74	3,3	1,24	2,45
F 815	A2	femelle	gauche	1,34	4,23	2,73	1,1	2,12
F 283	AB	femelle	gauche	1,38	4,12	2,68	1,32	1,92
F 907	AB	femelle	gauche	1,33	3,88	2,6	1,14	1,96
F 404	AB	mâle	droit	1,64	4,55	2,89	1,12	2,43
F 822	A1	femelle	droit	1,44	4,17	2,88	1,14	2,16
F 655	A	femelle	droit	1,87	4,4	2,78	1,22	2,57
F 173	A	femelle	droit	1,93	4,91	3,17	1,15	2,66
F 104	A2	femelle	droit	1,7	4,63	3,02	1,09	1,57
F 638	A1	femelle	droit	1,46	3,31	2,05	1,05	1,82
F 903	A	femelle	droit	1,39	4,26	2,7	1,15	2,42
F 910	A	femelle	gauche	1,47	4,69	3,3	1,15	2,35
F 911	A	femelle	droit	1,29	3,86	2,77	1,13	2,26
F 912	A	femelle	droit	1,23	3,67	2,52	1,1	2,15

ANNEXE 7. — Mesures des m2s. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal ; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

N°	Morphotype	Sexe	Côté	DVL	DMD
F 404	B	mâle	droit	1,13	1,19
F 822	—	—	droit	0,76	0,86
F 104	—	—	droit	1	1,08
F 903	A	femelle	droit	0,89	1,05
F 913	B	mâle	droit	1,25	1,42

ANNEXE 8. — Mesures des canines supérieures. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal ; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual ; **Ht**, hauteur.

N°	Côté	DMD	DVL	Ht. couronne	Ht. totale
F 929	gauche	1,33	1,44	3,68	7,95
F 930	droit	1,34	1,86	3,81	8,45
F 931	gauche	1,41	1,86	2,41	7,47

ANNEXE 9. — Mesures de la P3. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal ; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual.

N°	Sexe	Côté	DVL	DMD
F 916	femelle	gauche	0,77	1,83

ANNEXE 10. — Mesures des P4. Abréviations : **DMD**, diamètre mésio-distal ; **DVL**, diamètre vestibulo-lingual ; **Max.**, maximum.

N°	Morphotype	Côté	DVL antérieur	DMD Max.	DVL métacone	DMD trigonide	DMD paracone
F 917	A	droit	—	4	1,06	—	2,64
F 918	A	droit	1,75	3,78	1,15	—	2,74
F 919	—	droit	—	4,41	1,42	—	—
F 920	C	droit	1,04	3,2	1	—	2,4
F 921	C	droit	1,07	3,27	1,01	—	2,28
F 922	C	gauche	—	4,03	1,15	—	—
F 923	B	gauche	—	4,51	1,37	—	—
F 924	B	gauche	1,45	3,48	0,9	—	2,44

ANNEXE 12. — Mesures des humérus. Abréviations: **DAPp**, diamètre antéro-postérieur proximal; **DTp**, diamètre antéro-postérieur distal; **Max.**, maximum.

N°	Côté	DTp Max.	DAPp Max.
F 412	droit	3,77	3,52
F 901	droit	3,51	—

ANNEXE 13. — Mesures des fémurs. Abréviations: **DAP**, diamètre antéro-postérieur; **DAPd**, diamètre antéro-postérieur distal; **DT**, diamètre transverse; **DTp**, diamètre antéro-postérieur distal; **L**, longueur; **Max.**, maximum.

N°	Morphotype	Côté	L. Max.	DTp Max.	DAPp Max.	DT Min. diaphyse	DAP diaphyse	DTd Max.	DAPd Max.
F 59	A	gauche	25,3	2,56	4,91	2,07	1,88	4,52	4,1
F 405	B	gauche	—	2,57	5,06	1,77	1,7	—	—
F 406	—	gauche	—	—	—	—	—	3,63	3,42

ANNEXE 14. — Mesures des tibias. Abréviations: **DAP**, diamètre antéro-postérieur; **DAPp**, diamètre antéro-postérieur proximal; **DTd**, diamètre transverse distal; **DTp**, diamètre antéro-postérieur distal; **Max.**, maximum; **Min.**, minimum.

N°	Côté	DTp Max.	DAPp Max.	DT Min. diaphyse	DAP diaphyse	DTd Max.	DAPd Max.
F 409	gauche	4,3	3,85	1,3	2	—	—
F 410	droit	4,32	3,84	—	—	—	—
F 286	droit	—	—	1,42	1,95	3,31	2,45

ANNEXE 11. — Données de comparaison.

Période	Espèce	Sites ou Collection comparaison	Références
Actuel	<i>Mustela nivalis</i> Linnaeus, 1766	Collection de comparaison du laboratoire de Préhistoire de Nice, collection du MHNP, collection du MHNT, belettes actuelles de Nantes, Russie et Pologne	Stach 1959; Hugueney 1975; Bourgeois 2018; Thabard pers. comm.
Actuel	<i>M. erminea</i> Linnaeus, 1758	Collection du MHNT; hermines actuelles de Nantes, Pologne et Danemark; collection Régalia	Stach 1959; Bonifay 1971; Hugueney 1975; Clot 1980; Thabard
Pléistocène inférieur	<i>M. palerminea</i> Pétenyi, 1864	Deutsch-Altenburg 2 (Autriche), Villany 3 (Hongrie), Caune-de-l'Arago (Pyrénées-Orientales), l'Escale (Bouche-du-Rhône), Lunel-Viel (Hérault), Montoussé 4, Erpfingen (Allemagne)	Rabeder 1976; Bourgeois 2018
Pléistocène inférieur	<i>M. praenivalis</i> Kormos, 1934	Deutsch-Altenburg 2 (Autriche), Villany (Hongrie), Erpfingen (Allemagne), Sackdilling (Allemagne)	Rabeder 1976; Bourgeois 2018
Pléistocène moyen	<i>M. erminea</i>	La Fage, Gerde (Hautes-Pyrénées)	Clot 1980; Clot & Marsan 1986
Pléistocène moyen	<i>M. palerminea</i>	Montoussé 4 (Hautes-Pyrénées), l'Escale (Bouche-du-Rhône), Erpfingen (Allemagne), Deutsch-Altenburg 2 (Autriche), Lunel-Viel (Hérault), Itsallosko (Hongrie)	Kormos 1934; Heller 1958; Bonifay 1971; Rabeder 1976; Clot & Marsan 1986; Bourgeois 2018
Pléistocène moyen	<i>M. nivalis</i>	Coudes (Auvergne), Coulet-des-Roches (Vaucluse), La Colombière (Ain), Montoussé 3 (Hautes-Pyrénées), Siréjol (Lot), Zaffaraya (Espagne), Sarakenos (Grèce), Kudaro 1 et 3 (Ossétie), Cap-de-la-Bielle (Hautes-Pyrénées), La Fage (Corrèze), Orgnac 3 (Ardèche)	Hugueney 1975; Rabeder 1976; Clot & Marsan 1986; Crégut-Bonnoure <i>et al.</i> 2018; Baryshnikov 2009; Marciszak 2016; Bourgeois 2018; Crégut-Bonnoure <i>et al.</i> 2018
Pléistocène supérieur	<i>M. erminea</i>	La Colombière (Ain), Gerde (Hautes-Pyrénées), Espèche (Hautes-Pyrénées), Coulet-des-Roches (Vaucluse), Espèche (Hautes-Pyrénées)	Clot 1980; Crégut-Bonnoure <i>et al.</i> 2018
Pléistocène supérieur	<i>M. nivalis</i>	Gerde (Hautes-Pyrénées), Zaffaraya (Espagne), Nestier (Hautes-Pyrénées), Kudaro 1 et 3 (Ossétie), Coudes (Auvergne), Coulet-des-Roches (Vaucluse), La Colombière (Ain), Siréjol (Lot), Sarakenos (Grèce), Bisnik (Pologne)	Hugueney 1975; Clot 1980; Clot & Marsan 1986; Marciszak & Socha 2014; Marciszak 2016; Baryshnikov 2009; Bourgeois 2018
Holocène	<i>M. nivalis</i>	Jericho (Israël), Hayonim (Israël)	Dayan & Tchernov 1988; Marciszak 2016